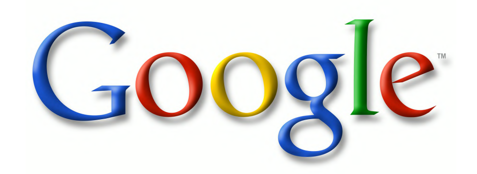
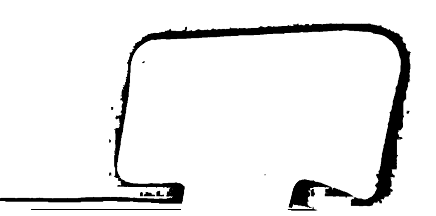



No 7760.1
THE TRUSTEES OF THE PUBLIC LIBRARY
LVX
OF THE CITY OF BOSTON



Zeitschrift für Biologie.

Von

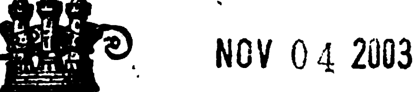
C. VOIT,

o. ö. Professor der Physiologie in München.

XLVIII. Band. Neue Folge Band XXX.

1. Heft.

Inhalt.



MÜNCHEN UND BERLIN.
Druck und Verlag von R. Oldenbourg.
1906.

ZEITSCHRIFT

FÜR

BIOLOGIE

VON

C. VOIT,

O Ö. PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE IN MÜNCHEN.

NEUE FOLGE: DREISSIGSTER BAND.

DER GANZEN REIHE: ACHTUNDVIERZIGSTER BAND.

Mit 148 Abbildungen und 3 Tafeln.

MÜNCHEN UND BERLIN.

DRUCK UND VERLAG VON R. OLDENBOURG.

1906.

Inhalt.

Zur Kenntnis der Katalase.

Von

Ernst J. Lesser.

(Aus dem physiologischen Institut zu München und Halle a. S.)

Obwohl seit Schönbeins Entdeckung, dafs Blutkörperchen und Auszüge aus Pflanzenwurzeln und -Blättern imstande sind, Wasserstoffperoxyd nach Art des metallischen Platins zu zerlegen, geraume Zeit vergangen ist, ist man über die physiologische Bedeutung dieses Vorganges noch keineswegs im klaren. Während man anfänglich glaubte, die Zersetzung von H_2O_2 sei eine allgemeine, allen Fermenten zukommende Eigenschaft, konnte Jakobsohn[1]) zeigen, dafs sich durch fraktioniertes Erhitzen, durch Erschöpfung der H_2O_2 zersetzenden Kraft und andere Mittel diese sehr wohl von den spezifischen Wirkungen der betreffenden Fermente trennen läfst. Löw[2]) hat darauf die Zersetzung des H_2O_2 auf eine besondere Art von Fermenten zurückgeführt, die er Katalasen genannt hat. Ihre aufserordentlich grofse Verbreitung und Resistenz bringt es mit sich, dafs man bei der Darstellung der verschiedensten Fermente die Katalase meist mit erhält, und so war man anfänglich zu der von Jakobsohn widerlegten Auffassung gekommen. Nach Löw hat die

1) Zeitschr. f. physiol. Chemie 1892, Bd. 16 S. 340.

2) Die Literatur findet sich genau angegeben bei Czapek, Biochemie der Pflanze, Bd. 2 S. 464 ff. Daher konnte ich mich an dieser Stelle auf diese kurzen Andeutungen beschränken. Bei der Diskussion der Ergebnisse werden die einschlägigen Literaturangaben noch erörtert werden.

Katalase eine entgiftende Funktion: Sie soll die Anhäufung von H_2O_2, welches ein Protoplasmagift sei, in der Zelle verhüten. Anders vermutete Schönbein, der die Zersetzung von H_2O_2 als eng zusammengehörig mit den Oxydationen im Tierkörper auffafste. Er zeigte, dafs ein Teil des bei Zerlegung von H_2O_2 entstehenden Sauerstoffs die Fähigkeit habe, die Guajaktinktur zu bläuen, woraus er schlofs, dafs Ozon gebildet worden sei. Dieser O_3 (oder aktive Sauerstoff?) sollte alsdann bei den Oxydationen im Tierkörper eine gewichtige Rolle spielen. Schönbein hielt es daher für eine sehr bemerkenswerte Ausnahme, dafs bei Zersetzung des H_2O_2 durch Hefe die Bläuung der Guajaktinktur ausblieb.[1]

Bei dieser Sachlage war es von Wichtigkeit, die Wirkungen der Katalase genauer zu verfolgen. Ich habe zu diesem Zweck zunächst vergleichende quantitative Bestimmungen über die Wirkung der Katalase bei verschiedenen Organismen ausgeführt. Es war nach Schönbeins Auffassung möglich, dafs sich je nach dem Sauerstoffbedarf der Organismen ein verschiedenes Verhalten im Reichtum an Katalase ergeben würde, z. B. beim Vergleich zwischen Ascaris lumbricoides, einem Anäerobier und äerob lebenden Tieren mit grofsem Sauerstoffbedürfnis wie z. B. Säugetieren und Vögeln. Später habe ich dann den Zusammenhang zwischen Guajakreaktion und Katalasewirkung untersucht und endlich einige Versuche, Zucker und Fett zu oxydieren, angestellt.

I. Vergleichende quantitative Bestimmungen.

Ich habe im Anschlufs an G. Senter[2]) folgende Methode zur Bestimmung der Katalasewirkung im Blut verwendet. Das aus der Arterie entleerte Blut wird defibriniert und filtriert, dann werden 3 ccm auf 1000 im Mefskolben aufgefüllt. Davon wurde jeweils eine bestimmte Menge abpipettiert und mit einer gleich-

1) Journal f. prakt. Chemie 1863, Bd. 89 S. 327.
2) Zeitschr. f. physikal. Chemie 1903, Bd. 44 S. 257.

falls pipettierten Menge von etwa 0,1 proz. H_2O_2-Lösung[1]) zusammengebracht. Nachdem die Versuchsflüssigkeit eine bestimmte Zeit im Thermostaten gestanden hatte, wurde der Versuch durch Zufließenlassen einer pipettierten Menge Schwefelsäure (25 prozentig) unterbrochen, die Lösung sofort durch ein trockenes Filter filtriert und in einem aliquoten Teil des Filtrats die restierende Menge des H_2O_2 durch Titration mit Kaliumpermanganat (etwa $^1/_{10}$ normal, gestellt gegen Oxalsäure) bestimmt. Gleichzeitig wurde ein genau ebenso gehaltener Kontrollversuch ausgeführt, bei dem die Blutlösung vorher 10 Minuten auf siedendem Wasserbade am Rückflußkühler erhitzt war. Als Maß der Katalasewirkung diente die Differenz der in beiden Versuchen gefundenen H_2O_2-Mengen in mg. Wenn man innerhalb dieser Konzentrationen arbeitet, so ist der Farbenumschlag bei der Titration ganz scharf, etwaiger Verbrauch von MnO_4K zur Oxydation der in der Fermentlösung vorhandenen organischen Stoffe findet in beiden Proben gleichmäßig statt und hat mithin auf das Resultat keinen nennenswerten Einfluß. Wie ich außerdem durch Zusatz einer vorher bestimmten H_2O_2-Menge zu gekochter Blutflüssigkeit zeigen konnte, ist der Mehrverbrauch von MnO_4K durch organische Stoffe ganz gering und beträgt bei den von mir gewählten Mengen etwa 0,05 ccm.

Der Titer meiner ersten Permanganatlösung war folgender: 14,915 ccm $^1/_{10}$ normal Oxalsäure entsprachen 14,6 Permanganatlösung; in einem späteren Falle benutzte ich eine Lösung, von der 13,55 ccm MnO_4K 14,804 ccm Oxalsäure $^1/_{10}$ Normal entsprachen. Von der verdünnten H_2O_2-Lösung entsprachen 20 ccm 11,95 ccm MnO_4K, die Lösung war mithin 0,093 prozentig an H_2O_2.

Die so erhaltenen Werte sind in Tabelle 1 (S. 4) zusammengestellt.

In der folgenden Tabelle 2 habe ich zum Zweck einer leichteren Übersicht die erhaltenen Werte noch einmal zusammengestellt, nachdem ich die mit 0,6 proz. Blutlösung erhaltenen auf

1) Die auf H_2O_2 bezüglichen Angaben beziehen sich stets auf Gewichtsprozente. Es sind daraus die Sauerstoffmengen im ccm leicht zu berechnen. Verwendet wurde Hydrog. peroxyd. medizinale zur Herstellung der verdünnten Lösungen; dasselbe war stets frei von salpetriger Säure.

Tabelle 1.

Tier	Gewebsart	Prozentgehalt der Lösung an defibr. Blut bzw. Serum	Angewandte Lösungsmenge in ccm	Angewandte H_2O_2-Menge in mg	Zersetzte H_2O_2-Menge in mg	Es zersetzt 1 ccm Blutlösung H_2O_2 in mg	O_2-Verbrauch pro kg Tier u. Stunde in g[1])	Zeit Min.	Temperatur
Hund	Blut	0,3	5	43,56	7,86	1,57	1,02	10	39
Kaninchen .	»	0,3	5	44,33	37,72	7,54	0,99	10	39
Pferd	»	0,3	5	71,22	16,06	3,21	0,55	10	37
Rind	»	0,3	5	71,91	27,10	5,42	0,46	10	37
Hammel . .	»	0,3	5	46,55	4,23	0,85	0,49	10	39
Karpfen . .	»	0,6	25	48,54	13,96	0,56	0,11 (Süfswasserfisch)	10	39
Frosch . . .	»	0,3	100	45,42	10,58	0,106	0,08	20[2])	39
Frosch . . .	»	0,6	50	46,51	7,69	0,154	0,08	20	39
Taube . . .	»	0,6	15	25,98	2,33	0,155	Huhn 1,0 Sperl. 9,5	10	39
Pferd	Serum	0,7	25	35,61	0	0	0,55	10	37

0,3 proz. umgerechnet hatte. Die dabei gemachte Annahme, dafs die Fermentwirkung bei der gewählten Versuchsanordnung der Konzentration proportional gehe, ist natürlich nicht sicher, es

Tabelle 2.

Tierart	Zersetzte H_2O_2-Menge pro ccm 0,3 proz. Blutlösung während 10 Min. in mg	O_2-Menge in ccm, berechnet für 760 mm Druck und 0°	H_2O_2-Menge in mg pro g Trockensubstanz der Blutlösung	O_2-Verbrauch pro kg Tier und Stunde in g
Hund	1,57	0,53	2 616,0	1,01
Kaninchen . .	7,54	2,53	12 570,0	0,99
Pferd	3,21	1,08	5 350,0	0,55
Rind	5,42	1,82	9 033,0	0,46
Hammel . . .	0,85	0,29	1 417,0	0,49
Frosch . . .	0,11	0,04	183,3	0,06—0,10
Frosch[3]) . . .	0,08	0,03	133,3	0,06—0,10
Karpfen . . .	0,28	0,094	466,7	0,113
Taube . . .	0,08	0,03	133,3	Huhn 1,0 Sperling 9,5

1) Vgl. Hermann, Lehrb. d. Physiol., 13. Aufl., 1905, S. 532 u. 533.

2) Eine Umrechnung der für 20 Min. enthaltenen Werte auf 10 Min. hielt ich nicht für erlaubt. Die betreffenden Werte sind natürlich für 10 Min. geringer.

3) Vgl. Anm. 2.

handelte sich hier aber nur darum, einen Überblick über die Gröfsenordnung zu gewinnen, ich hielt es daher für erlaubt, diese Umrechnung vorzunehmen. Ferner habe ich die Werte pro g Trockensubstanz berechnet unter der Annahme, dafs das Blut 20 % Trockensubstanz enthält. Es sind dies also gleichfalls nur Annäherungswerte, genaue Werte sind nur durch Trockensubstanzbestimmungen im Blute zu erhalten.

Aus den Tabellen 1 und 2 geht hervor, dafs sich die Blutarten verschiedener Tierarten hinsichtlich der Intensität der Katalasewirkung sehr verschieden verhalten, was Bergengrün[1]) bei Säugetieren schon beobachtet hat. Zunächst ist der Unterschied zwischen poikilothermen Tieren und Säugetieren aufserordentlich in die Augen springend. Das Froschblut z. B. besitzt nur etwa $^1/_{75}$ der Wirkung des Kaninchenblutes. Es nimmt hier mit steigendem O_2-Verbrauch auch der Gehalt des Blutes an Katalase zu. Das gleiche Verhalten zeigen innerhalb der Säugetiere Kaninchen, Pferd und Rind untereinander, dagegen weichen Hammel und Hund völlig ab. Es ist möglich, dafs das von einem morphinisierten und curarisierten Hund stammende Blut in seiner Katalasewirkung gehemmt war, doch ist die Übereinstimmung meines Befundes mit dem von Bergengrün ein Beweis dafür, dafs die von mir beobachtete Abweichung beim Hund eine allgemeine Erscheinung ist. Das Hammelblut war aus dem Schlachthause bezogen und vielleicht nicht ganz frisch, obwohl nichts von Fäulnis zu bemerken war.

Die poikilothermen Tiere, Frosch und Karpfen, gehen hinsichtlich des Katalasereichtums des Blutes dem Sauerstoffverbrauche etwa parallel. Das Froschblut (der Frosch hat einen Sauerstoffverbrauch von ungefähr 0,09 g pro kg und Stunde) zersetzt pro g Trockensubstanz etwa 150 mg H_2O_2, der Karpfen hingegen (Sauerstoffverbrauch von 0,11 g) 466 mg. Bei steigendem Sauerstoffverbrauch steigt hier der Katalasegehalt, aber nicht in gleichem Mafse. Ein völlig anderes Verhalten als die bisher beobachteten Blutarten zeigt das Taubenblut.[2]) Bezüglich der

1) Zit. nach Malys Jahrb. f. d. Tierchemie 1888, Bd. 18 S. 271.

2) Während der Korrektur ersehe ich aus einer Arbeit von van Italie (Compt. rend. Soc. Biol. 1906, vol. 60 p. 150, ref. Biochem. Zentralbl. Bd. 5,

Herstellung der Blutlösung mufs ich dazu Folgendes bemerken: Bei der Verdünnung des Blutes zu 0,3 und 0,6 proz. Lösung bildete sich sofort nach der Verdünnung mit destilliertem Wasser ein Niederschlag, obwohl das Blut wie gewöhnlich defibriniert und filtriert war. (Es wurden die Lösungen sofort nach der Tötung der Taube durch Entbluten hergestellt und auch sofort der Versuch angeschlossen.) Der Niederschlag bestand mikroskopisch aus dem Stroma der roten Blutkörperchen. Das Ausfallen eines solchen Niederschlages habe ich sonst bei keiner anderen Blutart bemerkt. Es ist daran zu denken, dafs ev. nicht alle Katalase in Lösung gegangen ist, doch scheint mir dies wenig wahrscheinlich, auch wurde vor dem Abpipettieren der Blutlösung umgeschüttelt und so eine annähernd gleiche Verteilung des Niederschlages bewirkt.

Während bei den Vögeln ein sehr grofser Sauerstoffverbrauch stattfindet (siehe Tabelle 1), ist das Taubenblut aufserordentlich katalasearm, es verhält sich etwa ebenso wie das Froschblut. Bekanntlich vollziehen sich im Vogelorganismus andere Oxydationsprozesse als im Säugetier, wie u. a. aus der Ausscheidung von Harnsäure durch die Vögel hervorgeht. Auch ist an die Verwandtschaft der Vögel mit den Reptilien zu erinnern. Indessen kann eine befriedigende Deutung der hier vorliegenden Ergebnisse noch nicht gegeben werden. Es ist nötig, diese Untersuchungen weiter auszudehnen, was mir in der kalten Jahreszeit nicht möglich war, aber für den Sommer beabsichtigt wird.

In analoger Weise wie mit Blut habe ich auch mit verschiedenen Geweben verschiedener Organismen Versuche angestellt. Das Resultat gibt Tabelle 3.

Wie aus dieser Tabelle zu entnehmen ist, ist Ascaris am katalaseärmsten von allen untersuchten Geweben. Es ist dies wiederum ein höchst wesentlicher Stützpunkt für die Annahme, dafs die Katalase mit dem Oxydationsprozesse in Zusammenhang steht, denn bei Ascaris findet, wie durch Weinland nachgewiesen wurde, ein echter Gärungsprozefs statt, die Umwandlung von Traubenzucker in Valeriansäure, Kohlensäure und andere

Nr. 3 S. 121), dafs dieser Autor bezüglich des Taubenblutes die gleiche Erscheinung bereits konstatiert.

Tabelle 3.

Organismus	Gewebsart	Prozentgehalt der Lösung in Trockensubstanz	Angewendete Menge der Gewebelösung in ccm	Angewendete Menge des H_2O_2 in mg	Zersetzte H_2O_2-Menge in mg	Zersetzte H_2O_2-Menge pr. ccm Lösung in mg	Zersetzte H_2O_2-Menge pro g Trockensubstanz in mg	Zeit in Min.	Temperatur	Bemerkungen
		%								
Ascar. lumb.	Ganz.Tier	0,30	25	11,38	36,34	0,455	151,7	10	37°	15 g auf 1000 Wass. b. 20% Tr.-Subst.[1])
do. n. 5 Hungertag.	» »	0,30	25	3,99	36,34	0,159	53,27	»	37	
Distoma hep.	» »	0,23	25	33,70	37,00	1,35	586,0	»	37	
do.	» »	0,23	10	22,67	67,08	2,28	985,6	»	37	
Karpfen . . .	Eier	0,21	10	15,63	48,65	1,563	747,4	»	40,5	Aus dem getöt. Tier entnommen
Frosch . .	Eier	0,74	10	17,11	22,23	1,71	231,3	»	39	
	Leber	0,47	0,5	38,50	42,01	77,0	16390,0	»	39	Frosch entblut. n. Bernstein[2]) m. ClNa ausgesp.
	Niere	0,55	1	19,21	42,01	19,21	3500,0	»	39	
	Muskel	0,30	50	39,59	48,46	0,79	264,0	»	39	
Kaninchen	Leber	0,33	1	35,93	44,80	35,93	10890,0	»	39	V. Vene art. duct. chlor. ausgespr.
	Niere	0,39	2	43,62	47,13	21,81	5590,0	»	39	
Hund	Leber	0,21	1	15,17	48,46	15,17	7220,0	»	39	Wie Kaninchenleb. behandelt
Prefshefe .	die ganze Masse	0,29	10	15,59	72,20	1,56	532,1	»	37	Münchener Prefshefe
		0,29	10	7,39	47,80	0,739	252,2	»	39	Hallesche Prefshefe
Grünmalz . .	d. ganzen Körner	0,24	25	47,75	15,88	0,191	79,58	30	16	In Porzellanschale ohne Quarzsand mögl. fein zerrieb.
Gerste		0,36	25	0	15,00	0	0	35	20	

niedere Fettsäuren.[3]) Bemerkenswert ist ferner dabei, dafs die Katalasewirkung bei Ascaris nach 5 Hungertagen auf den dritten Teil des ursprünglichen Wertes gesunken ist. Anfänglich erschien es merkwürdig, dafs Distoma hepaticum sich in dieser Hinsicht wesentlich anders verhält; doch ist hierbei zu erwägen, dafs Distoma keineswegs wie Ascaris ein im wesentlichen bei Sauerstoffabschlufs lebendes Tier ist. Wenn, wie von Leuckart[4]) angegeben wird, das Tier zum Teil Blut frifst, so ist einmal damit ja auch Sauerstoff gegeben, andererseits ist es aber möglich, dafs

1) Weinland, Zeitschr. f. Biol. 1901, Bd. 41 S. 71.
2) Bernstein, Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1870, Nr. 54 S. 851.
3) Zeitschr. f. Biol. 1901, Bd. 42 S. 55; 1903, Bd. 45 S. 113.
4) Leukart, Die Parasiten des Menschen. 2. Aufl. 1889, Bd. 1 S. 208.

sich in Distoma noch aus dem Blute des Wirtstieres stammende Katalase findet. Ferner ist ja auch die Leber das katalasereichste Organ und auch daraus wird die gröfsere Katalasewirkung bei Distoma, die etwa das Fünffache derjenigen von Ascaris beträgt, verständlich.

Diesen parasitischen Tieren schliefsen sich hinsichtlich des Katalasereichtums die unbefruchteten Eier aus dem Körper des Karpfens und des Frosches ziemlich eng an. Es handelt sich vermutlich hierbei um Gewebe, an denen intensive Oxydationsprozesse nicht stattfinden. Ganz anders verhalten sich die Organe Leber, Niere beim Frosch, bei welchen die katalytische Kraft gegenüber den bisher besprochenen Gewebsarten und Tieren aufserordentlich gesteigert ist (auf das 20—60fache). Der Froschmuskel zeigt wieder Werte wie die parasitischen Tiere, doch mufs hierbei erwähnt werden, dafs die Herstellung der Gewebslösung nur durch feines Zerschneiden und nachheriges Verreiben in der Porzellanschale ohne Zusatz von Quarzsand geschah. Es ist hierbei schwer möglich, den Muskel zu einem homogenen Brei zu zerreiben, wie z. B. die Leber, und es ist daran zu denken, dafs ein wesentlicher Teil der Katalase nicht in Lösung gegangen ist. Es ist auffallend, dafs die Säugetierorgane (Leber, Niere von Kaninchen und Hund) der ungefähren Gröfse nach von den Werten, die ich für den Frosch gefunden habe, nicht wesentlich abweichen.[1]) Vergleicht man die Gröfse der Katalasewirkung, die ich für das Blut bei Säugetieren und beim Frosch erhalten habe (Tab. 2 u. 3) mit den Werten bei den untersuchten Geweben, so findet sich einmal, dafs beim Säugetier (Kaninchen, Hund) die Werte ähnlich, bzw. fast gleich sind (Hund Blut 2600, Leber 7200; Kaninchen Blut 12 600, Leber 10900, Niere 5 600). Dagegen ist beim Frosch der Unterschied zwischen Blut, Leber und Niere ein aufserordentlich grofser (Leber 16400, Niere 3500, Blut 150). Womit dieser auffallende Unterschied zusammenhängt, ist zunächst nicht zu sagen. Man wird die Frage stellen, ob die Funktion des Blutes gegenüber dem Sauerstoff bei den verschiedenen Tiergruppen stets dieselbe ist.

Ganz besonders auffallend ist die Katalasearmut der gekeimten und noch mehr der ungekeimten Gerste. Sie schliefst sich an

1) Mit Untersuchungen über Vogelorgane bin ich zurzeit noch beschäftigt.

die Werte, wie sie Ascaris und die unbefruchteten Eier von Karpfen und Frosch geben, an, sinkt jedoch noch erheblich unter dieselben herab. Während die ungekeimte Gerste in den angewendeten Konzentrationsverhältnissen überhaupt unwirksam bleibt, ist die gekeimte Gerste nur halb so wirksam als Ascaris. Es hängt dies wohl kaum mit geringem Sauerstoffverbrauch zusammen. In keimenden Samen gehen nach Pfeffer[1]) sehr energische Oxydationsprozesse vor sich. Wir sehen auch gegenüber der ungekeimten Gerste bei der Keimung eine Zunahme an Katalase stattfinden, doch ist diese sehr gering.[2]) Es ist nun zu erwägen, ob die Oxydationsprozesse bei der keimenden Gerste durch einen anders gearteten chemischen Apparat bersorgt werden. Dafür spricht auch das Verhalten der Gerste und des Grünmalzes gegenüber der Guajaktinktur (siehe unten). Die Messung der Katalasewirkung habe ich in diesem Falle bei Zimmertemperatur vorgenommen. Während ich bei tierischer Katalase eine Temperatur von 37—40° wählte, d. h. eine Temperatur, bei der die Katalase gewöhnlich wirkt, oder bei der sie noch nicht geschädigt wird (Kaltblüter), habe ich für die Gerste eine niedrigere Temperatur benutzt, um ungefähr dieselben Bedingungen wie in der Natur zu haben.

II. Katalasewirkung und Bläuung der Guajaktinktur.

Wir besitzen in der Guajaktinktur ein aufserordentlich feines Reagens auf aktiven Sauerstoff (Ozon Schönbein), das imstande ist, bereits die geringsten Spuren durch kräftige Blaufärbung anzuzeigen. Leider gestattet es aber nur qualitative Feststellung. Das Reagens wird auch in gleicher Weise von Ferrichlorid und salpetriger Säure gebläut, bei der Bläuung durch salpetrige Säure scheint jedoch unter nachheriger Entfärbung eine weitergehende Oxydation stattzufinden. Setzt man zu mit salpetriger Säure behandelter Guajaktinktur Blut und H_2O_2, so wird die Tinktur

1) Pfeffer, Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Bd. 1 S. 529 ff.

2) Liebermann hat gleichfalls (Pflügers Archiv 1904, Bd. 104 S. 119) die katalytische Kraft des Malzes durch Bestimmung der entwickelten Sauerstoffmenge festgestellt. Er hat auch die Oxydationswirkungen bei der gekeimten Gerste untersucht und einen Apparat zur Bestimmung des entwikkelten Sauerstoffes angegeben.

nicht gebläut. Setzt man nunmehr eine kleine Menge gewöhnlicher Guajaktinktur hinzu, so tritt sofort Blaufärbung auf, ein Zeichen, dafs die Verhinderung der Bläuung nicht von irgendeiner Hemmung durch salpetrige Säure herrührte. Es ist also notwendig, bei Bläuung der Guajaktinktur die Abwesenheit von salpetriger Säure nachzuweisen. Dies geschah in meinen Versuchen nach Pet. Gries.[1]) Der wirksame Bestandteil der Guajaktinktur ist die Guajakonsäure, die sich durch aktiven Sauerstoff bläut. Nimmt man mit Döbner[2]) die Struktur der Guajakonsäure zu

```
                          OCH3
                         /
CH3 CH3  H      C6H3 <
 |   |   |    /          \
 C = C - C  <             OH
 |            \
 H              \         OH
                  C6H2 <
                         \
                          (OCH3)2
```

an, so ergibt sich ev. für die blaue Verbindung die Formel:

```
                        OCH3                                        OCH3
                 C6H3 <                                      C6H3 <
CH3 CH3  H     /   |    \                  CH3 CH3          /   |    \
 |   |       /     |      O = O             |   |         /     |      O
 C = C - C  <      |      |        oder     C = C - C   <       |        > O
 |           \     |      O                 H       H    \      |      O
 H             \   |    /                                  \    |    /
                 C6H <                                       C6 H <
                        (OCH3)2                                     (OCH3)2
```

Man erhält diese Bläuung regelmäfsig aufs schönste, wenn Blut oder kolloidales Platin auf H_2O_2 und Guajaktinktur einwirken. Dagegen bleibt sie, wie von Schönbein bemerkt wurde, bei der Katalyse des H_2O_2 durch Hefe aus. Besonders stark ist ferner, wie Weinland fand, die Zerlegung des H_2O_2 durch Madenbrei von Calliphora, dabei erwärmt sich durch die bei der Reaktion freiwerdende Wärme das Reagensglas ziemlich stark, trotzdem wird die Guajaktinktur nicht gebläut.

Es sind nun zunächst zwei Erklärungen möglich: Bei der Zerlegung von H_2O_2 durch die Katalase wird kein aktiver Sauerstoff frei. Die Bläuung der Guajaktinktur wird durch ein besonderes Ferment, eine Peroxydase (Bach und Chodat[3])

---

1) Vgl. Treadwell, Qualitative Analyse. 3. Aufl. 1904, S. 269.

2) Archiv f. Pharmacie 1896, Bd. 234 S. 610—620.

3) Die Spezialarbeiten von Bach und Chodat sind in den Berliner Berichten erschienen. Eine Zusammenfassung von Bach und Chodat selbst findet sich im Biochemischen Zentralbl. 1903, Nr. 11.

bewirkt, die meist aber nicht immer mit der Katalase gemeinsam vorkommt. Man kann die Erscheinung aber auch anders erklären: Der aktive Sauerstoff wird, bevor er die Guajaktinktur bläuen kann, von äufserst leicht oxydablen Substanzen absorbiert, die im Blute fehlen oder nur in geringer Menge vorhanden sind, während sie z. B. bei den Fliegenmaden und der Hefe in grofser Menge vorhanden sind.

Dieser Fall ist bereits von Schönbein beobachtet worden. Er erkannte, dafs bei der H_2O_2-Zersetzung durch Auszüge aus Cynarasamen[1]) die Guajaktinktur nicht gebläut wird, weil die in den Cyanarasamen vorhandene Gerbsäure sich leichter oxydiert und so die Bläuung der Guajaktinktur verhindert. Auf die Hefe hat Schönbein diesen Erklärungsweg nicht angewendet. Bei Prefshefe gelingt es, eine schwache Blaufärbung, fast immer eine Blaugrünfärbung, zu erhalten, wenn man folgendermafsen verfährt: Man versetzt zunächst etwas in Wasser angerührte Prefshefe mit wenig Guajaktinktur und setzt nun H_2O_2 hinzu. Die Wirkung ist ziemlich kräftig. (Man darf anfänglich nicht zu viel H_2O_2 zusetzen.) Wenn keine Gasblasen mehr aufsteigen, setzt man von neuem wieder wenig H_2O_2 zu und so fort, bis schliefslich eine schwache Blaufärbung auftritt, die allmählich sehr deutlich wird. Es kommt hierbei sehr auf die Konzentration an, und es gelingt nicht immer, die Blaufärbung zu erhalten. Bei einiger Übung erhält man sie aber doch bei weitem in der Mehrzahl der Proben. Dies Verhalten der Prefshefe scheint darauf hinzudeuten, dafs in der Hefe aktiven Sauerstoff aufnehmende Stoffe vorhanden sind, die aber übersättigt werden können.

Dies suchte ich noch durch folgende Versuche zu zeigen. Setzt man 0,3 proz. Blutlösung zu einer Hefeaufschwemmung $+ H_2O_2 +$ Guajaktinktur, so tritt erst nach Zusatz von 1—2 ccm der Blutlösung Blaufärbung[2]) auf. Diese müfste bei Zusatz von weniger Blutlösung schon auftreten, wenn im Blute für die Guajakbläuung ein spezifisches Ferment vorhanden wäre. Es ist sehr schwer,

1) Zit. n. Kahlbaum u. Schaer, Schönbeinbiographie 1901, Bd. 2 S. 283.

2) Dieselben Erscheinungen erhält man, wenn man kolloid. Platin in diesen Konzentrationen zu Hefeaufschwemmung setzt.

genau festzustellen, wie viel Kubikzentimeter Blutlösung bei einer bestimmten Hefemenge zur Blaufärbung eben ausreichen, da die eben eintretende Bläuung nicht leicht zu erkennen ist.

Die Bläuung der Guajaktinktur durch Blut und H_2O_2 läfst sich ferner folgendermafsen aufheben.

Versuch.	Kontrolle.
0,5 ccm Blutlösung 0,3 proz (Hund),	0,5 ccm derselben Blutlösung,
30 » Traubenzuckerlösung, 15—20 proz.	30 » H_2O destilliert,
1 » Guajaktinktur	1 » Guajaktinktur,
10 » 3 proz. H_2O_2.	10 » 3 proz. H_2O_2.
Gibt schmutzige Grünfärbung nach einiger Zeit.	Gibt sofort tiefblaue Färbung.

Es scheint sich hierbei nicht um eine Hemmung der Katalasewirkung durch konzentrierte Zuckerlösung zu handeln, denn wenn man bei diesem Versuch mit dem Zusatz der Blutlösung von 0,5 auf etwa 1,5 ccm heraufgeht, so tritt sofort die Blaufärbung auf.

Ferner fand ich, dafs die entbluteten Organe vom Frosch wie Leber, Niere und Muskel, frisch untersucht, keine Guajakreaktion ergeben, wenn man folgendermafsen verfährt: Man setzt zunächst zur Gewebslösung Wasserstoffsuperoxyd hinzu und nach etwa 1 Minute Guajaktinktur; verfährt man umgekehrt, d. h. setzt man erst Guajaktinktur und dann H_2O_2 zu, so erhält man die Blaufärbung. Dies zeigte sich besonders gut auch bei Kaninchenleber, die klein zerschnitten in Alkohol und Äther extrahiert und dann durch Verdunsten des Athers an der Luft getrocknet war.

Ferner spricht folgender Versuch für die oben angegebene Auffassung: Leber (330 g) vom Hund wurde von der Vene und dem Ductus choledochus aus mit 0,6 proz. ClNa-Lösung ausgespritzt, dann liefs ich sie zerkleinert mit 200 ccm Wasser unter Toluol bei Zimmertemperatur 12 Stunden stehen und filtrierte. Das Filtrat brachte ich auf 40 % Alkohol und filtrierte wiederum. Dieses alkoholische Filtrat gab die Reaktion mit Guajak + H_2O_2, nicht die umgekehrte. Ich verwendete diese alkoholische Katalaselösung nach etwa 4 wöchentlichem Stehen unter Toluol. Sie zersetzte kräftig H_2O_2, gab aber die Guajak + H_2O_2 Reaktion

erst nach starkem Übersättigen mit H_2O_2. Mit dieser Lösung machte ich folgenden Versuch:

Versuch.	Kontrolle.
5 ccm KJ-Stärke,	5 ccm KJ-Stärke,
5 » Leberkatalaselösung,	5 » derselben Lösung gekocht,
0,5 » 0,3 proz. H_2O_2.	0,5 » 0,3 proz. H_2O_2.
Nach 5 Min. ungefärbt! Nach 5 Min. wird 1 ccm 0,3 proz. H_2O_2 zugesetzt, keine Blaufärbung, nach weiteren 40 Sek. ein Ferrosulfat-Kristall zugesetzt gibt sofort schwache Rosafärbung.	Sofort starke Blaufärbung!

Aus diesem Versuch geht hervor, dafs in der ungekochten Leberkatalaselösung Stoffe enthalten sind, die den aktiven Sauerstoff aufnehmen und darum die Bläuung des Stärkekleisters durch freigemachtes Jod hindern; Aufkochen der Lösung hebt die Wirksamkeit dieser Stoffe auf. Es ist dies um so merkwürdiger, als H_2O_2 in den hier angewandten Mengeverhältnissen bereits ohne Anwesenheit eines Katalysators Jod aus Jodkaliumstärke unter Bläuung freimacht. Man könnte einwenden, dass die Katalase H_2O_2 nur unter Bildung von O_2 zerlege, da aber sicher im ersten Augenblick nicht alles H_2O_2 durch die Katalase zersetzt wird, wie durch nachherigen $FeSO_4$-Zusatz bewiesen wird, so müfste der Rest genügen, um den Stärkekleister zu bläuen. Aufserdem gab, wie erwähnt, die Katalaselösung die Guajakreaktion nach Übersättigen mit H_2O_2.

Etwas Ähnliches konnte ich bei folgendem Verfahren beobachten:

Ich benutzte den in Fig. 1 abgebildeten einfachen Apparat, um bei Abwesenheit von atmosphärischer Luft die bei der H_2O_2-Zersetzung durch Blut entstehenden Gase aufzufangen. Dabei zeigte es sich, dafs, wenn man diese Gase über Guajaktinktur oder Jodkaliumstärkekleister auffing, beide Reagentien nicht gebläut werden, ein Beweis, dafs Ozon oder aktiver Sauerstoff aus der Flüssigkeit nicht ausgetreten war und man kann daran denken, dafs im Blute aktiven Sauerstoff aufnehmende Stoffe in geringerer Menge vorhanden sind, die den aktiven Sauerstoff zwar

direkt an das Guajak treten lassen, die aber bei Abwesenheit von Guajak ihn dennoch nicht aus der Lösung entweichen lassen.

Die von Bach und Chodat und auch von Loew[1]) vertretene Annahme, Katalase zerlege H_2O_2 nur unter Bildung von molekularem Sauerstoff neben Wasser, scheint mir nicht genügend

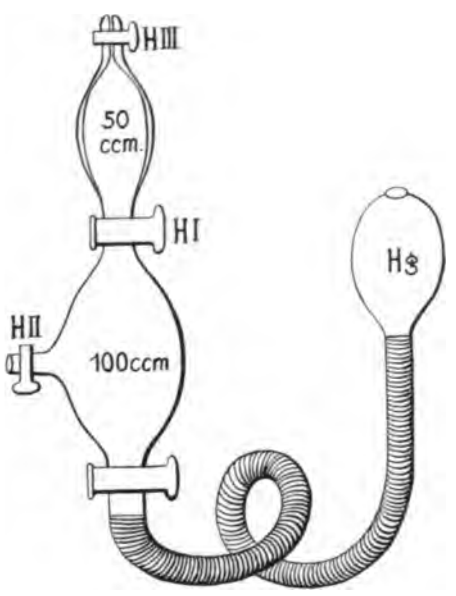


Fig. 1.

Dieser Apparat gestattet eine Evakuierung wie bei der Pflügerschen Quecksilberblutgaspumpe. Man saugt dann in die obere Kugel bei geschlossenem Hahn 1 die Blutlösung, in die untere Kugel die H_2O_2-Lösung, durch Öffnung von Hahn 1 mischt man beide Flüssigkeiten. Hahn 2 gestattet zu bestimmter Zeit die Beendigung der Reaktion durch Hinzufügung von 25 proz. Schwefelsäure. Endlich kann man die entstandenen Gase durch Hahn 3 in gasanalytische Apparate überführen.

gestützt. Loews Katalase bläute ebenso wie Senters Hämase, d. h. aus Blut hergestellte Katalase, die Guajaktinktur bei Gegenwart von H_2O_2 nicht.[2]) Trotzdem wirkte Loews Katalase auf

1) Loew, Chemische Energie der lebenden Zellen S. 151 ff.

2) Senters Hämase war aus mit CO_2 gesättigtem Blute hergestellt. Dabei wird der Sauerstoff aus dem Oxyhämoglobin verdrängt und das Blut wesentlich verändert, so daſs es wohl möglich erscheint, daſs die Hämase sich aus diesem Grunde bezüglich der Guajakreaktion anders verhielt als das Ausgangsmaterial.

Hydrochinon oxydierend. Es ist bei dem Fehlen der Guajakreaktion in diesen Fällen zu bedenken, dafs man es kaum jemals mit reinen Fermenten zu tun hat. Bei der Herstellung bekommt man sehr verschiedene organische Körper mit in die Fermentniederschläge, und es scheint nicht ohne weiteres gestattet, auf Fehlen oder Vorhandensein einer nicht immer wie z. B. bei der Hefe absolut sicheren qualitativen Reaktion so grofsen Wert zu legen. Allein die wichtige Bemerkung von Schönbein bezüglich der hemmenden Wirkung der Gerbsäuren in diesem Falle stützt diesen Gedanken, dafs das Fehlen der Guajakreaktion nicht unbedingt zusammenfallen müsse mit einer Nichtbildung von aktivem Sauerstoff. Ebenso kann die Bläuung von Jodkalium-Stärkekleister durch freigemachtes Jod bei Gegenwart von Dextrinen ausbleiben, indem sich eine farblose Joddextrinverbindung bildet.[1])

Wenn wir durch Oxydasen z. B. die Bläuung der Guajaktinktur erhalten, so gelingt das nur dann, wenn die normale Funktion der Oxydase gestört ist, d. h. wenn die Körper, auf die die Oxydase normalerweise im Gewebe den Sauerstoff überträgt, fehlen, oder nicht in genügender Menge vorhanden sind. Dieser Fall ist aber wohl kaum immer in unsern Versuchen in vitro realisiert.

Wenn wir also zwar bei Bläuung der Guajaktinktur immer auf Oxydase schliefsen werden, so beweist das Ausbleiben dieser Reaktion keineswegs immer ihr Fehlen.

Allerdings reichen diese Erwägungen nicht für alle Fälle aus. Die Oxydationswirkungen in der gekeimten Gerste, dem Grünmalz[2]), beanspruchen besondere Überlegungen. Ungekeimte wie gekeimte Gerste nämlich zeigen in verdünnten etwa 0,3% Infusen die Fähigkeit Guajaktinktur ohne Zusatz von H_2O_2 zu bläuen, ähnlich wie dies auch beim Eiter beobachtet worden ist. Der Katalasegehalt (vgl. Tab. 3) ist aufserordentlich gering, trotzdem tritt bei Zusatz von ganz wenig H_2O_2 sofort eine be-

1) Diesen Hinweis verdanke ich Herrn Prof. J. Volhard.

2) Darrmalz darf nicht verwendet werden, da bei der Temperatur, der es ausgesetzt wird, wesentliche Schädigungen der Fermente eintreten müssen.

deutend tiefere Bläuung auf, die stärker ist als die unter gleichen Umständen beim Blut beobachtete. Auch diese Tatsache war bereits Schönbein[1]) bekannt, der darauf einen Nachweis von H_2O_2 gegründet wissen wollte. Es ist sehr bemerkenswert, dafs in diesem Fall, in welchem sehr wenig Katalase in den betreffenden Geweben gefunden wurde (Tab. 3), die Guajakreaktion schon bei Zusatz einer ganz geringen Menge Wasserstoffsuperoxyds sehr stark ist, während umgekehrt bei Organismen, die eine sehr starke Katalasewirkung zeigen, die Bläuung der Guajaktinktur bei Gegenwart von Wasserstoffsuperoxyd sehr schwach ist oder gänzlich fehlt. (Hefe, Maden der Calliphora.) Es ist, wie oben bemerkt, daran zu denken, ob es sich nicht bei verschiedenen Organismen um verschiedene Wege der Oxydation handelt. Ferner ist von Wichtigkeit, dafs die Malzinfuse nicht imstande sind, den Jodkaliumstärkekleister zu bläuen. Dafs es sich in diesem Falle nicht um eine Verhinderung der Bläuung durch Dextrine handelt, konnte ich zeigen, indem ich nachträglich einen Tropfen 0,1 % H_2O_2 und einen $FeSO_4$-Kristall zusetzte, es trat dann sofort intensive Bläuung auf. Ob die Guajakreaktion im Malzinfus durch ein Superoxyd verursacht wird, kann ich nicht entscheiden. H_2O_2 läfst sich mit Jodkaliumstärke und $FeSO_4$, diesem empfindlichsten Reagens, auf Spuren von H_2O_2 im Malzinfus nicht nachweisen.[2]) Bach und Chodat hingegen ist es gelungen, Superoxyde auf mikrochemischem Wege in lebenden Pflanzenzellen nachzuweisen. Gegen die Annahme von Peroxyden in lebenden Geweben ist häufig (Loew, Pfeffer) angeführt worden, dafs H_2O_2 ein Protoplasmagift sei. Diese irrige Behauptung ist bereits von Bach und Chodat für die Pflanzenzelle zurückgewiesen worden.[3]) Für das höhere Tier ist H_2O_2 keineswegs ein Gift, gröfsere Mengen werden nicht ertragen, weil es in den Gefäfsen zur Bildung von Sauerstoffembolien kommt. Ein Frosch verträgt z. B. eine Injektion von 0,03 g H_2O_2 unter die Haut ohne irgendwelche Beschwerden. Es liegt also besonders mit Rücksicht auf die Be-

1) Zeitschr. f. Biol. 1868, Bd. 4 S. 367.
2) Salpetrige Säure war nicht nachweisbar.
3) Berl. Berichte 35, 2, S. 1275 u. S. 2466.

funde von Bach und Chodat kein Grund vor, die Annahme abzulehnen, daſs intermediär in den Zellen geringe Mengen von Superoxyden gebildet werden.[1])

Gegen die Annahme, daſs Wasserstoffsuperoxyd durch die Katalase nur unter Bildung von molekularem Sauerstoff zerlegt werde, spricht endlich auch noch ein sehr wichtiger Grund, nämlich die Analogie zum colloidalen Platin. Wenn wir nämlich annehmen, daſs die Bläuung der Guajaktinktur bei der H_2O_2-Katalyse durch ein besonderes Ferment verursacht wird, so wären wir gezwungen anzunehmen, daſs das colloidale Platin die Wirkung dieser beiden Fermente in sich enthalte, denn es zerlegt das Wasser stoffsuperoxyd gleichfalls unter Bläuung der Guajaktinktur.[2])

III. Versuche, mittels der Katalase bei Gegenwart von Wasserstoffsuperoxyd, Traubenzucker und Fett zu oxydieren.

Da ich in dem oben angeführten qualitativen Versuch gefunden hatte, daſs Traubenzucker in konzentrierter Lösung imstande ist, die Bläuung der Guajaktinktur zu verhindern, so habe ich quantitative Versuche angestellt, um eine event. Oxydation des Traubenzuckers quantitativ bestimmen zu können. Ich verfuhr folgendermaſsen: 0,8644 g Traubenzucker, der 92,94% reduzierenden Zucker enthielt (gewichtsanalytisch nach Allihn bestimmt), wurden abgewogen, in 50 ccm 0,3 proz. H_2O_2 gelöst, mit 15 ccm 0,3 proz. Blutlösung versetzt und 1/2 Stunde bei 41° in den Thermostaten gebracht. Dann wurde filtriert, auf 100 ccm aufgefüllt und in 25 ccm nach Allihn der Traubenzucker bestimmt. Ich erhielt folgende Werte: 0,8644 g Traubenzucker abgewogen, daraus reduzierender Zucker berechnet zu 0,8034 g, nach Beendigung des Versuchs gefunden 0,8088 g. Kontrollversuch die-

1) Von Euler (Hofmeisters Beiträge 1906, Bd. 7 S. 1) ist neuerdings gleichfalls die Loewsche Ansicht, daſs die Katalase die Funktion habe, die Anhäufung des »giftigen« Wasserstoffsuperoxyds zu verhüten, zurückgewiesen worden.

2) Guajaktinktur bläut sich, wenn man sie mit starkem Überschuſs von colloidalem Platin versetzt, schon ohne Zusatz von Wasserstoffsuperoxyd, doch ist diese Bläuung ganz erheblich schwächer als die auſserordentliche intensive Bläuung, die sofort bei Zusatz von ganz wenig 3 proz. H_2O_2 auftritt.

selbe Anordnung, nur die Blutlösung vorher gekocht, abgewogen 0,8551, darin reduzierender Zucker 0,7949, nach Beendigung des Versuchs gefunden 0,7828 g. In genau der gleichen Richtung verliefen eine Anzahl in gleicher Weise angestellter Versuche. Euler hat a. a. O. darauf hingewiesen, dafs die Katalase event. mit der Zersetzung des Fettes in einem Zusammenhang stehe. Ich habe auch diese Eventualität einer Prüfung unterzogen und folgende Versuche mit Fett angestellt: Ausgelassenes Butterfett wurde in Äther gelöst, filtriert, der Äther bei etwa 45° abdestilliert. Von dem erhaltenen Fett wurden 2,4383 g in eine kleine Porzellanschale abgewogen, mit 10 ccm 0,3 proz. Kaninchenblutlösung versetzt und 50 ccm 9,3 proz. H_2O_2-Lösung zugegeben. Dann kam das Ganze eine Stunde in den Thermostaten bei 40°. Nach dem Erkalten wurde das Fett abfiltriert, mit dem Filter in der Schale eine Stunde bei 98° getrocknet, in den Extraktionsapparat gebracht, die Schale mit Äther quantitativ ausgespült und extrahiert. Es ergab sich keine Gewichtsänderung des Fettes. Abgewogen 2,4383 g, gefunden nach Beendigung des Versuchs 2,4379 g. Ebenso verliefen eine Reihe in gleicher Weise angestellter quantitativer Versuche.

Wie hieraus zu ersehen ist, wird bei Zerlegung des H_2O_2 durch die Katalase Fett und Traubenzucker nicht oxydiert. Es ist dadurch aber gegen eine Mitwirkung der Katalase bei den Oxydationsvorgängen nichts bewiesen. Es ist möglich, dafs die Oxydation eine Reihe von aufeinander folgenden Vorgängen zur Ursache hat, und dafs die Katalase nur ein Glied in dieser Kette von Wirkungen ist.

Diese Untersuchungen wurden auf Veranlassung und in Gemeinschaft mit Ernst Weinland, Assistent am physiol. Institut in München, begonnen, infolge meiner Übersiedlung nach Halle sah ich mich zu meinem grofsen Bedauern gezwungen, sie allein fortzusetzen.

Fütterungsversuche mit einer aus den einfachen Nahrungsstoffen zusammengesetzten Nahrung an Tauben und Ratten.

Von

Dr. **Ludwig Jacob.**

(Aus dem physiologischen Laboratorium zu München.)

I. Frühere Versuche.

Carl Voit (1) sagt in seiner Physiologie des allgemeinen Stoffwechsels und der Ernährung (S. 19): »Es wäre unstreitig am besten, könnte man (zur Untersuchung der Grundtatsachen des Stoffwechsels) nur reine chemische Verbindungen (die reinen Nahrungsstoffe), z. B. reines Eiweifs, Fett, Zucker, Stärkemehl, Aschenbestandteile oder Gemische derselben, geben. Da aber die Menschen und auch die Tiere nur selten solche geschmacklose Gemenge auf die Dauer aufzunehmen oder zu ertragen vermögen, so bleibt für die meisten Fälle nichts anderes übrig, als schon durch die Natur zusammengesetzte Mischungen (Nahrungsmittel) zu wählen. Doch wäre es wohl möglich und ganz verdienstvoll, die Grundversuche, nachdem vorher der Weg mit letzteren Mischungen gefunden worden ist, mit den reinen Nahrungsstoffen zu wiederholen, obwohl sich dabei sicherlich im wesentlichen keine anderen Resultate ergeben werden.«

Die Bearbeitung dieser Aufgabe hat aber die Lösung einer anderen zur Voraussetzung. Es mufs zuerst durch Versuche ge-

1) Literatur s. am Schlusse S. 61.

prüft werden, welche reinen Nahrungsstoffe nötig und geeignet sind, ein Tier längere Zeit zu erhalten, ohne dafs es wesentlich an Körpersubstanz abnimmt oder sonstige Störungen eintreten, welche genaue Stoffwechselversuche unmöglich machen würden. Aber auch das Problem an sich ohne Hinblick auf jenen besonderen Zweck hat eine gewisse prinzipielle Bedeutung. Es ist die Frage, ob dem Tierphysiologen möglich ist, was dem Pflanzenphysiologen schon seit längerer Zeit gelang, nämlich einen Organismus mit einem Gemisch der erforderlichen reinen Nahrungsstoffe auf die Dauer am Leben und funktionstüchtig zu erhalten. Um ein möglichst vollkommenes Bild der Vorgänge bei diesen Versuchen zu bekommen, wäre freilich auch eine genaue Analyse der Exkrete nötig, welche Aufschlufs über die Verwertung der verschiedenen im Futter vereinigten Nahrungsstoffe geben. Es war mir aber bei der zur Verfügung stehenden kurzen Zeit leider nicht möglich, auch darauf die Untersuchungen auszudehnen. So suchte ich nur Aufschlufs darüber zu erlangen, inwieweit es möglich ist, Tiere (in diesem Falle Tauben und Ratten) mit reinen Nahrungsstoffen längere Zeit am Leben zu erhalten, welche Schwierigkeiten dem entgegenstehen und wie dieselben zu überwinden sind.

Es liegt bis jetzt nur eine kleine Anzahl Arbeiten vor, bei denen sich die Verfasser die gleiche Aufgabe der Ernährung mit reinen Nahrungsstoffen gestellt haben, dagegen eine Reihe anderer, bei denen sie die Bedingungen zur Lösung anderer Fragen bildete, oder sonstwie eng mit solchen verknüpft war. Es seien diese letzteren, soweit sie auf unser Thema Bezug haben, nur kurz erwähnt, auf die andern soll etwas näher eingegangen werden.

P. Plósz (2) fütterte einen ca. 10 Wochen alten Hund 18 Tage lang mit einer Nährlösung aus Pepton, Traubenzucker, Fett und Salzen und erzielte dabei eine Gewichtszunahme um 501 g = 37,5 % des Anfangsgewichtes.

Richard Maly (3) stellte aus Pepton, Stärke, Olivenöl, Zellulose, Weizenasche und arabischem Gummi Nährpillen her und fütterte damit Tauben. Er gab aber nur 2 Tage lang die Pillen allein, sonst immer mit einer gröfseren oder geringeren Menge

Weizen, der kein reiner Nahrungsstoff ist. Aufserdem wurde der Versuch immer durch Perioden reiner Weizenfütterung unterbrochen.

H. Weiske, M. Schrodt und St. v. Dangel (4) benutzten zu Versuchen an Kaninchen und Hühnern, um die Bedeutung des Asparagins für die Ernährung festzustellen, ein Nährgemisch aus Stärke, Olivenöl, Leim, Asche und Asparagin; ein Versuch (an Kaninchen) ohne Leimzusatz konnte 63, ein anderer mit Leimzusatz 72 Tage lang durchgeführt werden: die Hühner ertrugen aber die Fütterung nicht länger als höchstens 17 Tage. Das gleiche Gemisch verwendete Röhmann (5) für seine Untersuchungen über den Einflufs verschiedener stickstoffhaltiger Stoffe auf die Glykogenbildung bei Kaninchen.

Weiske (6) bediente sich eines künstlichen Futters auch in Versuchen an Ziegen und Lämmern, durch die er den Einflufs von kalk- und phosphorsäurearmer Nahrung auf die Zusammensetzung der Knochen klarlegen wollte. Er stellte ein Gemisch her von Kasein, Zucker, Stärke, Kochsalz, Schlemmkreide und Strohhäcksel, das mit Salzsäure und destilliertem Wasser gründlich extrahiert war. Eine der beiden Ziegen frafs dieses Futter 42 Tage lang, bis der Versuch abgebrochen wurde. Sie zeigte keine Krankheitssymptome, wurde nur deutlich matter und frafs gegen Ende des Versuchs nicht mehr so gut wie zu Anfang. Eine zweite Ziege verweigerte von Anfang an das Futter. In einem dritten Versuch frafs eine Ziege dasselbe Gemisch ohne Kalk, aber mit phosphorsaurem Natrium 50 Tage lang, wurde dabei immer magerer und hinfälliger und starb am 50. Tage. Nach den Darlegungen von Erwin Voit sind die Tiere Weiskes nicht an Kalkmangel, sondern an Inanition zugrunde gegangen.

In einem weiteren Versuche von H. Weiske und E. Wildt (7) frafsen zwei $2^1/_2$ Monate alte Lämmer ein ähnliches Nahrungsgemisch 55 Tage lang, nahmen aber dabei beträchtlich ab und waren nahe am Verenden, als der Versuch abgebrochen wurde.

E. Salkowski (8) fütterte einen Hund 10 Tage lang mit einer Nahrung aus Eukasin, Speck, Reis[1]), Fleischextrakt und

1) Da Fleischextrakt und Reis keine reinen Nahrungsstoffe sind, ist das Ergebnis dieser Versuche für unsere Frage nicht zu verwerten; es können sich ja auch Menschen mit einer Nahrung, die fast nur aus Reis besteht, auf die Dauer erhalten.

Kochsalz und erzielte 285 g Gewichtszunahme; bei einem andern Hund in 24 Tagen die gleiche Gewichtszunahme. Im ersten Fall verweigerte das Tier am 10. Tage die Nahrung. Ein ähnliches Ergebnis hatte G. Marcuse (9), der mit Kasein, Stärke, Speck und Salzen in 11 Tagen bei einem Hund eine Gewichtszunahme von 730 g (9,4 %) erzielte.

Etwas länger währte eine hier verwertbare Versuchsreihe von H. Zadik (10), bei der eine 10 kg schwere Hündin 19 Tage lang eine künstliche Nahrung aus Speck, Stärke und Fleischsalzen bekam, der in verschiedenen Perioden abwechselnd Kasein, Edestin und Vitellin zugegeben wurde. Das Tier setzte dabei Stickstoff und Phosphor an, bekam aber schliefslich Diarrhöe und Erbrechen, so dafs der Versuch abgebrochen werden mufste.

Auf einige andere Versuche von Johannes Potthast (11), E. Salkowski (12), G. Marcuse, H. Zadik und Ernst Ehrlich (13) will ich hier nicht eingehen, teils weil das Nahrungsgemisch keine anorganischen Bestandteile enthielt, also nicht vollständig war, teils weil die Versuche sich nur auf kurze Perioden (5—6 Tage) erstreckten; sie sind daher nur der Vollständigkeit wegen erwähnt.

Hierher gehören noch die Versuche von Josef Forster (14); derselbe fütterte 2 Tauben mit einem Gemisch aus Kasein, Stärke und Wasser ohne Salze. Die Tiere frafsen anfangs von selbst, verweigerten dann das Futter und wurden zuletzt zwangsweise gefüttert. Sie waren aber nicht am Leben zu erhalten und starben am 26. und 31. Tage. Sie waren beide sehr stark abgemagert. Bei einer 3. Taube, die mit denselben Nahrungsstoffen von Anfang an zwangsweise gefüttert wurde, trat am 12. Tage Erbrechen ein, am nächsten Tage verendete das Tier unter Krämpfen. Forster führte diesen Ausgang der 3 Versuche auf den Salzmangel zurück, der bei den Tieren eingetreten sei. Diese Auslegung ist nicht zwingend, wie auch Steinitz (18) geltend macht; denn es fehlt bei diesen Versuchen eine Kontrollfütterung mit Kasein, Stärke und Salzen. Im Verlaufe meiner Versuche war Gelegenheit gegeben, diesen Kontrollversuch auszuführen. Ich will später darauf eingehen, wie auch auf einen anderen Punkt,

der Forsters Ergebnisse in anderem Licht erscheinen lassen wird. Die beiden Versuche, die Forster mit aschearmen reinen Nahrungsstoffen an Hunden ausführte, dauerten nur 36 und 26 Tage, da die Tiere nicht länger erhalten werden konnten.

Nun kommen die Versuche, welche sich auf unsere Frage, ob Tiere mit den reinen Nahrungsstoffen sich auf die Dauer erhalten lassen, beziehen oder für die Beantwortung dieser Frage verwendet werden können.

Dies sind zunächst die Versuche N. Lunins (15); derselbe prüfte Forsters Versuche an Mäusen nach und stellte zu diesem Zweck ein Gemisch reiner Nahrungsstoffe her, aus dem Kasein und Fett der Milch (das durch Essigsäure gefällte Koagulum) und Rohrzucker. Bei dieser aschearmen Nahrung lebten 5 Mäuse 11—21 Tage, bei Zusatz von kohlensaurem Natrium 16—30 Tage, nach Zugabe von allen anorganischen Salzen im Gewichtsverhältnis, wie sie in der Milch enthalten sind, 20—31 Tage. Von 3 Mäusen, die er mit getrockneter Milch fütterte, starb eine nach 47 Tagen an Darmverschlingung, die beiden anderen lebten $2^1/_2$ Monate ohne Störung in sehr gutem Ernährungszustand, bis der Versuch abgebrochen wurde. Lunin schlofs aus seinen Ergebnissen, dafs in der Milch aufser Kasein, Fett, Milchzucker und den Salzen noch andere Stoffe vorhanden sein müssen, die für die Ernährung unentbehrlich sind.

Es fehlte bei seinem Nahrungsgemisch das organisch gebundene Eisen. Diesem Mangel war abgeholfen bei den Versuchen, welche C. H. Socin (16) an Mäusen anstellte mit einer Nahrung aus Serumeiweifs, Fett, Zucker. Stärke, Zellulose und Asche (anorganische Salze in gleicher Menge wie in der Milch) und Eisen in verschiedener Form (Hämoglobin, Hämatogen, Eisenchlorid). Mit eisenfreier Nahrung lebten die Tiere höchstens 32 Tage; bei Zusatz des Eisens waren die Resultate jedoch nicht besser, denn keines der Tiere lebte länger als 27 Tage. Mit Eidotter, Stärkemehl und Zellulose gefütterte Mäuse lebten beliebig lange. (Abbrechen der Versuche nach 99 Tagen.) Socin folgerte aus seinen Resultaten den Schlufs, dafs in der Milch und dem Eidotter zum Leben nötige, bis jetzt noch unbekannte Stoffe enthalten sein

müfsten, deren Mangel in dem künstlichen Nahrungsgemisch den Tod der Tiere herbeiführe.

Die Versuche von Winf. S. Hall (17), welche nur einige Wochen durchgeführt wurden, sind von zu kurzer Dauer, so dafs ihre Resultate für unsere Frage nicht als zwingend angesehen werden können. Er fütterte Mäuse mit Kasein, Fett, Stärke, Zellulose und Salzen, die nach Bunges Milchanalyse zusammengestellt waren. Die Tiere frafsen zumeist 3 Wochen gut, zeigten aber dann eine Abneigung gegen das Futter und nahmen nach der 4. Woche an Gewicht stark ab, so dafs einige schon vor dem 40. Tage zugrunde gingen.

Franz Steinitz (18) fütterte eine Hündin nach einer 20 tägigen Hungerperiode mit Kasein, Speck, Stärke und Salzen. Das Tier frafs nur 12 Tage gut, am 14. Tage verweigerte es unter Erbrechen die Nahrung. Einen andern Hund, bei dem er Hungerperioden mit Fütterungsperioden mit phosphatfreien reinen Nahrungsstoffen wechseln liefs, konnte er 49 Tage erhalten, dann mufste der Versuch wegen Widerstand des Tieres abgebrochen werden; das Gewicht war zurückgegangen. Andere Versuche stellte Steinitz mit jungen, wachsenden Hunden an, die er mit reinen Nahrungsstoffen in dem Verhältnis, wie sie in der Hundemilch enthalten sind, ernährte. Dieses »Milchpulver« bestand aus Kaseinkalzium, Milchzucker, Margarine oder Olivenöl und den Salzen. Er erzielte damit wohl eine Gewichtszunahme, mufste aber die Versuche nach höchstens 15 Tagen wegen Nahrungsverweigerung abbrechen. Auch bei Änderung der Nahrung, Ersatz des Kaseins durch Vitellin oder Edestin, Zugabe von Reisstärke, Speck und Fleischsalzen, waren die Erfolge nicht wesentlich besser. Zwar war die Gewichtszunahme bedeutend (30,0 und 32,9 % des Anfangsgewichtes); aber nach 18 Tagen trat Erbrechen, profuse Diarrhöe und Gewichtsabnahme ein, so dafs die Versuche abgebrochen werden mufsten. Auch in einem weiteren Versuch vermochten sich die Tiere nicht länger als 18 Tage zu halten. Es wurde nun dem Nahrungsgemisch Eisen in Form des Nucleoproteids zugegeben, mit dem Erfolg, dafs der Hund an Gewicht zunahm und ganz normal blieb, keine Mattigkeit und sonstige

Krankheitssymptome zeigte. Da aber der Versuch aus äufseren Gründen nach 12 Tagen abgebrochen wurde, kann man ihn nicht als entscheidend ansehen. Auch einige andere Versuche desselben Autors hatten im wesentlichen die gleichen Ergebnisse. Bis zur Zeit der Nahrungsverweigerung zeigte die Verarbeitung der Nahrungsstoffe keinerlei Störung; es war aber nicht zu entscheiden, warum schliefslich die weitere Fütterung nicht möglich war.

Es erübrigt noch, auf eine wichtige Arbeit von F. Röhmann (19) einzugehen, der sich gleichfalls die Erhaltung von Tieren mit reinen Nahrungsstoffen zur Aufgabe gestellt hatte. Er legte Wert darauf, dafs in dem Nahrungsgemisch verschiedene Eiweifsstoffe, wie sie im Körper vorkommen (phosphorfreie, phospharhaltige etc.), vertreten sind (Kasein, Hühnereiweifs, Vitellin und Nucleoproteid); aufserdem gab er als Salze die leicht resorbierbaren Salze organischer Säuren, die erst im Körper zu kohlensaurem Salz verbrannt werden (Natrium- und Magnesium-Zitrat, Kalziumlaktat), dazu phosphorsauren Kalk, saures phosphorsaures Kalium und Natriumchlorid. Als Kohlehydrat diente Kartoffel- und Weizenstärke, als Fett Margarine und »Eigelböl« (die in Äther löslichen Bestandteile des Eigelbs). Er konnte mit diesen Nahrungsstoffen in verschiedenen Versuchsreihen Mäuse lange Zeit erhalten. Mit einem der Gemische lebten die Tiere 96 Tage lang; sie bekamen Junge, die länger als 94 Tage sich mit dem Futter erhielten. Ein anderes Gemisch, in dem ein Teil der Kartoffelstärke durch Weizenstärke ersetzt war, ertrugen die Mäuse fast 4 Monate lang, sie blieben auf ihrem Körpergewicht und erzeugten Junge; diese letzteren waren dauernd lebensfähig bei Zusatz von Malz zum Nahrungsgemisch, so dafs es gelang, Mäuse, die bei künstlicher Ernährung erzeugt und geboren worden waren, bei weiterer künstlicher Ernährung wieder bis zur Geschlechtsreife aufzuziehen.

Röhmann schliefst mit vollem Recht aus seinen Versuchen, dafs man durch dieselben dem Ziele, Tiere aus einem Gemische einfacher Nahrungsstoffe dauernd zu erhalten, wesentlich näher gelangt sei, wenn dasselbe auch noch nicht völlig erreicht worden ist.

Als Mängel seiner Versuche führt Röhmann an, dafs die angewendeten Nahrungsstoffe nicht völlig rein waren; das Hühnereiweifs ist ein Gemenge verschiedener Eiweifskörper, welches auch gewisse Salze und andere Beimengungen in geringer Menge enthält, die Weizenstärke und besonders das Malz, das zudem ein zusammengesetztes Nahrungsmittel ist, enthalten stickstoffhaltige Substanzen in nicht zu vernachlässigenden Mengen, und die Margarine ist kein reines Fett. Wohl zu beachten erscheint auch der weitere Einwand, dafs die Mäuse in einer gröfseren Zahl von Fällen ihre eigenen Jungen frafsen; es könnten dadurch Stoffe, die im künstlichen Futter nur in sehr geringen Mengen enthalten sind, im Organismus der mit ihnen ernährten Tiere angesammelt werden.

Nachdem meine Versuche mit Tauben vollendet waren, erschienen zwei Arbeiten von E. Abderhalden und P. Rona (24); in der einen wird dargetan, dafs mit Kasein und Rohrzucker gefütterte Mäuse so lange leben wie die Versuchstiere von Lunin (20—21 Tage); in der zweiten wurde ein Hund 14 Tage lang mit den Produkten der Pankreasverdauung des Kaseins unter Zusatz von Schmalz und Stärke gefüttert, wobei sein Gewicht zunahm und Stickstoff zum Ansatz gelangte. Ähnliches hatte schon O. Loewi (25) an einem Hunde gesehen, dem er während 19 Tagen die Pankreasverdauungsprodukte mit Fett und Stärke zuführte.

Hierher gehören noch die Versuche von V. Henriques und C. Hansen (23), bei denen weifse Ratten mit einem Gemische von Kasein, Fett und Zucker (auch Zellulose) und Salzen während 13 und 17 Tagen erhielten, wobei dieselben an Körpergewicht zunahmen und Stickstoff ansetzten. Das Gleiche war der Fall nach Fütterung mit verdautem Pankreas und Fett und Zucker während 20—24 Tagen, sowie nach Fütterung mit den Monoaminosäuren und Fett und Zucker während 28 Tagen.

Endlich sind noch zu erwähnen die nach Abschlufs meiner Arbeit veröffentlichten bemerkenswerten Resultate der Fütterungsversuche mit künstlicher Nahrung von W. Falta und C. F. Nöggerath (26). Zu denselben dienten ebenfalls weifse Ratten, welche mit sechs verschiedenen reinen Eiweifskörpern, Fett und Kohlehydraten

und Salzen gefüttert wurden; in einer Versuchsreihe kamen noch nukleinsaures Natron, Cholesterin und Lecithin hinzu. Die Tiere nahmen zumeist die Nahrung gerne bis wenige Tage vor dem Tode auf; die Sektion ergab keine pathologischen Veränderungen, nur hochgradigen Schwund des Fettes. Mit keinem der Nahrungsgemische konnten die Ratten dauernd am Leben erhalten werden, während sie mit Milchpulver oder magerem Pferdefleisch sich 6 Monate lang gut sich nährten. Die mit Serumalbumin und Kasein gefütterten Tiere lebten 51—53 Tage, die Ovalbuminratten 83—94 Tage, und die mit kombinierter Nahrung gefütterten 71—94 Tage. Es war den beiden Autoren nicht möglich, den Grund zu finden, warum mit der künstlichen Nahrung gefütterte Ratten schliefslich zugrunde gingen. Sie konnten nicht entscheiden, ob in der Periode des Gewichtsabfalls die Tiere genügend Nahrung aufgenommen haben, und sie sagen schliefslich: »erst wenn der Einwand ungenügender Nahrungsaufnahme oder ungenügender Ausnutzung, für welche beiden Momente man vielleicht die Einförmigkeit der Kost und den Mangel an Gewürzen verantwortlich machen könnte, beseitigt ist, wären andere Gründe zu erörtern, wie z. B. der Mangel der nötigen chemischen Bausteine oder ein abweichendes chemisches Gefüge der eingeführten Nährstoffe.«

Es haben also bis dahin die Versuche, Tiere mit reinen Nahrungsstoffen zu erhalten, zu widersprechenden, zum gröfsten Teile negativen Resultaten geführt, oder sie konnten nicht lange genug fortgesetzt werden, um die vorliegende Frage zu entscheiden. In der Mehrzahl der Fälle mufste die Fütterung wegen Verweigerung der Nahrung aufgegeben werden, oder die Tiere gingen zugrunde. Bei gröfseren Tieren (Hunden, Lämmern und Ziegen) gelang es nicht, länger als 50—55 Tage die Ernährung durchzuführen. Kleine Tiere, Mäuse und Ratten, scheinen sich besser zu eignen, denn Röhmann vermochte Mäuse bis zu 96 Tagen mit fast reinen Nährungsstoffen am Leben zu erhalten, Falta und Nöggerath Ratten bis zu 94 Tagen, also wesentlich länger als alle die früheren Beobachter. Man war zumeist der Meinung, dafs das Futter entweder die erforderlichen Nahrungsstoffe nicht im richtigen Verhältnis enthalten habe oder unsere

Kenntnisse von den zu einer Nahrung nötigen Stoffen noch nicht hinreichend seien.

II. Eigene Versuche.

1. Versuche mit Tauben.

Es wurden zuerst als Versuchstiere Tauben gewählt. Ich beschreibe die sechs Versuche an Tauben, obwohl sie trotz aller Bemühungen nicht zum Ziele führten, um zu zeigen, warum bei diesen Tieren die Versuche mit künstlicher Ernährung scheiterten, und um dadurch anderen, welche Tauben zu solchen Zwecken verwenden wollen, durch meine Erfahrungen zu nützen. Ich erwartete sicher, mit den Tauben zurechtzukommen, denn C. Voit[1]) hatte eine Taube 124 Tage lang zwangsweise mit Erbsen am Leben erhalten. Die Tiere sind leicht künstlich zu füttern, so dafs eine gewisse Garantie gegeben ist, dafs die Nahrungszufuhr keine Schwankungen erleide. Auch ist der tägliche Bedarf nicht sehr grofs, was bei der Herstellung eines reinen Nahrungsgemisches immerhin in Betracht kommt. Eine Taube erhält sich bei Zimmertemperatur mit 5,0—5,3 g Weizen für 100 g Körpergewicht (nach Erwin Voit). Als Grundlage für die Zusammensetzung des Nahrungsgemisches nahm ich daher das Verhältnis, in welchem Eiweifs, Kohlehydrat, Fett und anorganische Bestandteile im trockenen Weizenkorn sich finden (Analyse nach König, chemische Zusammensetzung der menschlichen Nahrungs- und Genufsmittel). Es war nur schwierig, diese Nahrungsstoffe in eine geeignete Form zu bringen. Sie stellten ein weifses, trockenes Pulver dar, das man als solches der Taube nicht eingeben konnte. Einen Zusatz von Gummi arabicum oder einem anderen Bindemittel wollte ich vermeiden. Auch erwies es sich nicht als zweckmäfsig, die Stärke zu verkleistern, die anderen Stoffe in diese Masse einzutragen und daraus Pillen zu formen. Denn diese Pillen wurden nach längerem Stehen trocken und rissig und hatten häufig scharfkantige Stellen, welche geeignet waren, die Mundschleimhaut oder die des Ösophagus zu verletzen. Aufserdem wäre auch das relativ grofse Volumen der einzelnen Tages-

1) Zeitschr. f. Biol. 1866, Bd. 2 S. 64.

menge ein Nachteil gewesen. Es schien am besten, die fein pulverisierte Masse durch starke Kompression in die Form von kleinen Tabletten zu bringen.[1]) Diese hatten einen Durchmesser von 0,4 cm, waren ca. 0,3 cm dick und wogen nicht ganz 0,1 g. Sie waren fest, so dafs ihr Volumen nicht viel gröfser war als das der entsprechenden Menge Weizenkörner. So war der Zusatz eines Bindemittels vermieden und auch in Form und Konsistenz möglichste Ähnlichkeit mit Weizenkörnern erreicht. Eine Verunreinigung der Nahrungsstoffe bei Herstellung der Tabletten war ausgeschlossen.

Die Tiere wurden in hinreichend grofsen Drahtkäfigen in einem hellen geheizten Zimmer gehalten. Die Fütterung nahm ich ganz regelmäfsig morgens, mittags und abends vor Einbruch der Dunkelheit vor, in der Weise, dafs ich vorsichtig den Schnabel des Tieres öffnete und ihm mit einem kleinen schmalen Löffel 3—4 Tabletten auf einmal eingab. Bei der ersten Fütterung zeigte sich, dafs die Tabletten ihrer Trockenheit wegen nicht leicht geschluckt werden konnten. Ich wog daher täglich die nötige Zahl Tabletten ab, benetzte sie mit reinem Olivenöl und trocknete sie dann in Filtrierpapier ab. Sie erhielten so eine ganz glatte, leicht gleitende Oberfläche und konnten nun ohne Beschwerden geschluckt werden. Ein Gefäfs mit reinem destilliertem Wasser stand stets im Käfig. Da alle Vögel die Gewohnheit haben, Sand oder Steine aufzunehmen, die das Zerreiben des Futters im Muskelmagen unterstützen, gab ich in das Wassergefäfs eine genügende Menge reinen, geglühten, grobkörnigen Quarzsandes.

I. Versuch.

Die verwendeten Nahrungsstoffe waren folgende:

Eiweifs: Ich nahm als Eiweifskörper Kasein, dargestellt nach Hammarsten (von Merck in Darmstadt), weil dieses der am leichtesten in gröfserer Menge rein darzustellende oder zu beschaffende Eiweifskörper ist.

Kohlehydrate: Als Hauptrepräsentant derselben verwendete ich Hoffmanns Stärke; dieselbe ist freilich nicht ganz stick-

1) Hergestellt bei Natterer, Fabrik pharmazeutischer Präparate, München.

stofffrei, doch ist der Gehalt an Stickstoff gering. Er betrug nach mehrfacher Bestimmung (nach Kjeldahl) 0,09%. Der Aschegehalt der Stärke war 0,7%. Zucker wurde nur in kleiner Menge zugesetzt; ich benutzte reinen, kristallisierten Rohrzucker (von Merck bezogen). Er war ebenfalls nicht ganz stickstofffrei zu bekommen; die Bestimmung nach Kjeldahl ergab 0,04% Stickstoff.

Fett: Reines Schweinefett, das mehrere Male mit Petroläther ausgezogen war.

Mineralbestandteile: Sie wurden bei Versuch I—IV in Form der Milchasche, welche durch langsames Glühen getrockneter Milch dargestellt worden war, zugesetzt, da anzunehmen ist, dafs diese alle für den Organismus nötigen Salze enthalte.

Dieselben waren in dem Nahrungsgemisch in folgendem Verhältnis vertreten:

	lufttrocken in %	trocken in g
Kasein	13,3	12,24
Stärke	80,0	71,65
Zucker	2,0	1,99
Fett	2,0	2,0
Milchasche	2,7	2,7

Diese Zahlen sind etwas abgerundet, entsprechen also nicht ganz genau denen des Weizens.

Die Taube I (Gewicht 314 g) erhielt täglich ca. 107 Tabletten = 10 g = 8,98 g Trockensubstanz (mit Olivenöl = 11 g). Diese Menge ist etwas geringer, als den oben angegebenen Durchschnittszahlen (5—5,5 g frischer Weizen = 4,33—4,72 trockener Weizen für 100 g Gewicht der Taube nach Erw. Voit) entspricht, weil dieses Futter trockenem Weizen entspricht und aufserdem die Möglichkeit der leichteren Ausnutzung der reinen Nahrungsstoffe in Betracht gezogen wurde, da das Gemisch derselben nicht wie der Weizen Zellulose enthielt. Während der ersten 12 Fütterungstage traten keinerlei Störungen auf; nur sträubte sich das Tier meist ziemlich stark bei der zwangsweisen Fütterung. Am 12. Tage begann die Taube zu erbrechen. Es wurde trotzdem die Fütterung fortgesetzt. Das Erbrechen wiederholte sich am nächsten und übernächsten Tage, obwohl ich die Nahrungs-

menge für den Tag etwas verringerte und nicht dreimal, sondern fünfmal im Laufe des Tags fütterte. Am 16. Versuchstag erbrach die Taube nicht mehr. Sie safs apathisch mit stark gesenktem Kopf in ihrem Käfig. Am 17. Tag traten nach der Fütterung eigentümliche Bewegungen auf: das Tier beugte den Kopf ganz weit zurück und blieb lange in dieser Stellung. Schliefslich konnte es sich nicht mehr aufrechthalten und fiel mit extrem zurückgebogenem Kopf zu Boden. Da eine Fortsetzung des Versuches an diesem Tiere aussichtslos war, wurde es mit Chloroform getötet.

Bei der Sektion zeigte sich der Kropf ad maximum gefüllt mit der weifsen, aufgeweichten Masse der Nahrung, ebenso der Ösophagus. Gasblasen, die auf Gärung hindeuteten, waren in der Masse nicht sichtbar. Auch war kein saurer Geruch wahrzunehmen. Leider wurde die Prüfung der Reaktion mit Lackmuspapier versäumt; doch war sicher keine ausgesprochene Gärung vorhanden. Im Magen fanden sich reichlich Kieselsteine und etwas gallig gefärbter Inhalt. Der Dünndarm zeigte eine geringe Menge flüssigen Inhalts. An den übrigen Organen waren keine auffallenden Veränderungen zu bemerken.

Bei Beginn des Versuches wog die Taube 314 g. In der ersten Woche nahm das Gewicht um 11 g zu, in der zweiten Woche verminderte es sich um 21 g. In der ersten Woche war die Verwertung der Nahrungsstoffe augenscheinlich sehr gut; der Kot war weniger fest als bei Weizenfütterung; am 6. Tag trat leichte Diarrhöe auf, die aber auch im weitern Verlauf des Versuches nie wesentlich stärker wurde. Stärke und Zucker waren im Kot nicht nachzuweisen.

Der erste Versuch war also daran gescheitert, dafs die Taube die aufgenommene Nahrung in den oberen Teilen des Verdauungsschlauches nicht verarbeiten konnte, so dafs eine Stauung im Kropf entstand, die schliefslich so hochgradig wurde, dafs das Tier zugrunde ging.

Es lag der Gedanke nahe, dafs die grofse Menge der Stärke, welche 80% des Nahrungsgemisches ausmachte, die Ursache dieser

Stauung sein könnte. Ich änderte daher beim 2. Versuch die Zusammensetzung des Nahrungsgemisches in diesem Sinne.

II. Versuch.

Ich ersetzte hier und ebenso in den Versuchen III und IV einen gröfsern Teil der Stärke (63 %) durch den leichter resorbierbaren Zucker, der in dem ersten Gemisch nur in ganz geringer Menge als Geschmackscorrigens enthalten war, da ich annahm, dafs vielleicht die absolute Menge der Stärke im Gemische zu grofs war. Auch der Gehalt an anorganischen Bestandteilen wurde etwas erhöht. Die Zusammensetzung war dann folgende:

	lufttrocken in %	trocken in g
Kasein	16	14,73
Stärke	49	43,44
Zucker	29	28,82
Fett	2	2
Milchasche	4	4

Dazu kam täglich ca. 1 g Olivenöl. Im übrigen war dieses Futter genau wie das des ersten Versuchs hergestellt; auch sonst waren die Verhältnisse dieselben.

Taube II (Gewicht 334 g) erhielt täglich 16 g = 14,72 g trocken. Es traten keine Störungen oder Krankheitssymptome auf bis zum 10. Tag. Freilich sträubte sich auch dieses Tier, wie das erste, jedesmal energisch bei der Fütterung. Am 10. Tag erbrach die Taube den gröfseren Teil des tags vorher aufgenommenen Futters. Es wurde daher die tägliche Ration verringert (um 3 g, später um 5 g); trotzdem dauerte das Erbrechen auch während der folgenden 5 Fütterungstage fort. Am 16. Tage war sie nicht mehr imstande, das Futter zu erbrechen, konnte sich nicht mehr aufrechthalten und zeigte genau dasselbe Verhalten wie die erste Taube. Am 17. Versuchstag wurde sie getötet.

Die Sektion ergab hier ebenso wie im ersten Fall eine extreme Erweiterung und Füllung von Ösphagus und Kropf. Der Speisebrei reagierte stark sauer und war ganz mit kleinen Gasblasen durchsetzt. Ein Geruch nach Fettsäuren war nicht wahrzunehmen. Im Muskelmagen war wenig sauer reagierender Inhalt, im Darm

etwas mehr flüssiger Inhalt von neutraler Reaktion. Es waren keine deutlichen Zeichen einer stärkeren Abmagerung zu erkennen, auch die übrigen Organe zeigten nichts Besonderes.

Das Gewicht der Taube II hatte zu Anfang des Versuchs 334 g betragen, war dann in der ersten Woche auf 351 g gestiegen, in der zweiten Woche rapid gesunken, um 61 g auf 290 g.

Sonst waren die Erscheinungen genau wie die im ersten Versuche; es traten keine starken Diarrhöen auf. Bestandteile des Futters waren im Kot nicht nachzuweisen.

Der Ersatz der Stärke durch Zucker hatte also zu keinem besseren Resultat geführt; die Stauung im Kropf konnte auf diese Weise nicht vermieden werden. Da im Versuch II wesentlich weniger Stärke gegeben wurde und doch das Resultat das gleiche blieb wie im Versuch I mit viel mehr Stärke, so konnte im Versuch II eine zu grofse Menge der Stärke an und für sich jedenfalls nicht die einzige Ursache dafür sein; es war zu erwägen, welche andere Eigenschaft des Futters mit dafür verantwortlich zu machen war.

Tauben sind Körnerfresser. Ihr Kropf dient dazu, die Körner aufzuweichen, für die Verdauung vorzubereiten, nicht aber selbst zu verdauen. Die stark saure Reaktion des Inhaltes von Kropf und Ösophagus bei dieser zweiten Taube und das Auftreten der Gasblasen in diesem Inhalt führte zu der Frage, ob hier nicht Gärungsvorgänge sich abspielten, die eine Erkrankung des Kropfes zur Folge hatten, durch welche dann die Stauung bedingt war. Bei Fütterung mit Weizen ist der Inhalt des Kropfes nur schwach sauer. Den Tabletten fehlte offenbar die schützende Zellulosehülle der Weizenkörner, die es im Kropf nur zu einer Erweichung des Futters kommen läfst, während ohne diese Hülle eine Quellung der Stärke zu einer klebrigen, in Gärung übergehenden Masse entsteht, die aus dem Kropf nicht weiter befördert werden kann, und die Stauung hervorruft. Diesem Mangel sollte im folgenden Versuch abgeholfen werden.

III. Versuch.

Da die Gröfse der Tabletten nicht wesentlich überschritten werden durfte, war es nicht möglich, Kapseln herzustellen und

diese dann mit den Nahrungsstoffen zu füllen. Es mufste vielmehr der Ausweg eingeschlagen werden, die fertigen Tabletten mit einer Umhüllung zu versehen. Am besten schien dazu Keratin geeignet, das leicht rein zu bekommen ist. Die Tabletten wurden in einer rotierenden Trommel mit dem flüssigen Keratin übergossen, dann auf Filtrierpapier getrocknet. Es war schwierig, auf diese Weise eine ganz intakte Hülle zu bekommen, weil ein Teil der Flüssigkeit in die Tabletten eindrang und sie zum Quellen brachte, so dafs die fertige Hülle wieder gesprengt wurde. Man mufste die geeignete Konsistenz der flüssigen Keratinmasse sorgfältig ausprobieren und dann von den fertigen Tabletten die mit gesprungener Keratinhülle ausscheiden. Ein weiterer Nachteil ist, wie sich bei der Fütterung zeigte, der, dafs die Hülle nicht überall gleichmäfsig war, sondern öfter scharfe Kanten hatte, durch welche die Mund- und Ösophagus-Schleimhaut leicht verletzt werden konnte. Die Zusammensetzung des Nahrungsgemisches war genau dieselbe wie bei dem zweiten Versuch. Das Benetzen mit Olivenöl war bei diesen Tabletten nicht nötig; die dadurch ausfallende Nahrungsmenge (täglich 1 g Öl = 9000 Kalorien) wurde durch Erhöhung der Zahl der Tabletten ersetzt. Für 15 g der Tabletten waren ca. 2 g Keratin nötig.

Taube III (Gewicht 373 g) erhielt täglich 13 g lufttrockene = 10,37 trockene Tabletten = 132 Stück. Am zweiten Versuchstag trat Diarrhöe auf; das Tier sträubte sich beim Füttern energisch. Nach 5 Tagen zeigte es ein verändertes Benehmen; es safs mit weit vorgebeugtem Körper auf seiner Stange und atmete angestrengt. Am 7. Tag trat beim Füttern Blut aus dem Schnabel. Da sich die Taube nicht wieder erholte, mufste sie am 9. Tag getötet werden.

Die Sektion ergab, dafs Kropf und Ösophagus abermals stark gefüllt, ihre Blutgefäfse erweitert waren. Der Inhalt war fast ganz flüssig, durch das Keratin braun gefärbt, schwach sauer reagierend und geruchlos. Ein kleiner Teil des Futters war nicht ganz aufgelöst, sondern stellte eine schleimige Masse dar. In der Trachea fand sich ebenfalls von dieser Flüssigkeit, der Magen

enthielt nur wenig. Auch der Inhalt des Darmes war flüssig, schwach sauer, in den unteren Abschnitten schwarz gefärbt.

Dieser Versuch hatte also ein über Erwarten schlechtes Ergebnis: Es war nicht einmal gelungen, die Taube so lange zu erhalten wie die beiden ersten. Die Keratinhülle war nicht imstande, die Tabletten vor völliger Erweichung zu schützen; ja sie scheint, nach Erweichung des Inhalts, die Verhältnisse im Kropf noch ungünstiger zu gestalten. Jedenfalls trug auch die zuletzt eingetretene Aspiration des flüssigen Kropfinhaltes in die Trachea dazu bei, den Tod des Tieres zu beschleunigen. Es zeigte aber auch dieser Versuch deutlich, dafs das künstliche Nahrungsgemisch zu längerer Erhaltung des Tieres ungeeignet war. —

Es waren nun nach der bereits vorgenommenen Änderung in der Zusammensetzung des Gemisches noch verschiedene Modifikationen möglich; vor allem lag es nahe, statt des Kaseins einen anderen Eiweifskörper zu nehmen und die Milchasche durch eine Mischung anorganischer Salze zu ersetzen, welche der Zusammensetzung der Weizenasche möglichst entsprach, was bei jener nicht der Fall war.

Diese beiden Änderungen wurden in den folgenden, gleichzeitig durchgeführten Versuchen (IV und V) vorgenommen.

IV. Versuch.

Das Kasein wurde hier durch trockenes Muskelfleisch ersetzt, das allerdings kein einheitlicher Nahrungsstoff, sondern ein zusammengesetztes Nahrungsmittel ist; es sollte nämlich dadurch geprüft werden, ob es überhaupt möglich ist, die Taube zwangsweise mit einem trockenem Gemische der Nahrungsstoffe in der Form von Tabletten zu erhalten.

Fleisch vom Rind wurde sorgfältig vom Bindegewebe und Fett befreit, auf dem Wasserbade getrocknet und dann fein pulverisiert. Dieses Fleischpulver enthielt eine nur sehr geringe Menge Fett (0,6 %). Im übrigen behielt ich die Zusammensetzung des vorigen Nahrungsgemisches bei:

	lufttrocken in %	trocken in g
Fleischpulver.	18	18,0
Stärke	49	43,44

	lufttrocken in %	trocken in g
Zucker	27,5	27,30
Olivenöl	1,3	1,3
Milchasche	4,2	4,2.

Der Zusatz von Fett war, der im Fleischpulver schon enthaltenen kleinen Menge entsprechend, geringer. Die Tabletten wurden genau wie in den vorhergehenden Versuchen hergestellt, vor dem Füttern wieder mit reinem Olivenöl benetzt.

Ich wollte der Taube bei diesem Versuch nicht Tag für Tag den ganzen Bedarf zwangsweise eingeben, sondern ich suchte sie allmählich an die Nahrung zu gewöhnen und variierte die Menge derselben, je nachdem das Tier der Fütterung stärkeren Widerstand entgegensetzte oder sich gerne füttern liefs.

Die Taube IV hatte bei Beginn des Versuchs ein Gewicht von 530 g; ihr täglicher Bedarf betrug ca. 19 g = 17—18 g trocken = 210 Tabletten.

Ich fütterte am 1. Tage 78 Tabletten; am 2. und 3. Tag trat beim Füttern leichte Blutung aus dem Schnabel auf, weil die Taube sich am scharfen Rand einer Tablette verletzt hatte. Vom 4. Tage an steigerte ich die Zahl der Tabletten allmählich, bis am 11. Tag die dem Anfangsgewicht der Taube entsprechende Zahl erreicht war. Diese, dem normalen Bedarf entsprechende Menge des Futters konnte das Tier aber nicht lange ertragen. Schon am 13. Tag war der Widerstand beim Füttern so grofs, dafs ich auf 165 Tabletten (78,5%), am 14. Tag auf 60 Tabletten (28,5% des Bedarfes) zurückgehen mufste. Dann konnte ich die Nahrungsmenge allmählich wieder steigern, bis ich am 23. Tag wieder die normale Höhe erreichte, ebenso am 25. Tag. Aber schon am folgenden Tag mufste ich wieder auf 75 Tabletten (35,7%) zurückgehen, dann trat Erbrechen ein, so dafs ich einen Tag lang die Fütterung vollständig aussetzen mufste. Während der zwei folgenden Wochen gelang es nochmals, die Nahrungsmenge bis zu 76% des Bedarfes zu steigern. Es trat aber dann abermals Erbrechen ein, das Tier wurde zusehends schwächer, konnte sich schliefslich nicht mehr aufrechthalten und mufste am 42. Tage getötet werden. In den letzten Wochen war sein Aus-

sehen schlecht und struppig geworden, es safs stumpf und apathisch in seinem Käfig. Die Erscheinungen der letzten Tage entsprachen genau den bei Taube III beobachteten.

Während des ganzen Versuches hatte das Gewicht des Tieres sehr beträchtlich abgenommen. Es war mit Schwankungen in den einzelnen Wochen von 530 g auf 409 g gesunken, also um 121 g = 22,8% des Anfangsgewichtes. Die Schwankungen in der Gewichtsabnahme und ihr Verhältnis zu der Menge der zugeführten Nahrung zeigt folgende Zusammenstellung:

	Nahrungszufuhr in % des normalen Bedarfes	Gewichtsabnahme in g
1. Woche	48	59
2. Woche	77	3
3. Woche	57	26
4. Woche	61	9
5. Woche	34	24.

Der Vergleich dieser beiden Zahlenreihen ergibt, dafs die Gewichtsabnahme, abgesehen von der ersten Woche, in der sie am gröfsten war, ungefähr der Nahrungszufuhr parallel ging. Es geht daraus hervor, dafs die Ausnutzung und Verwertung der Nahrung keine schlechte war, wofür auch die Tatsache spricht, dafs im Kot der Taube nie Bestandteile der Nahrung nachzuweisen waren. Bei der Sektion fand sich der Kropf und der Ösophagus mit flüssigem Inhalt gefüllt, der stark sauer reagierte mehr als bei den andern Tauben, und einen sauern Geruch wahrnehmen liefs. Er zeigte auch zahlreiche Gasbläschen, die überall die Flüssigkeit durchsetzten. Ein Teil des flüssigen Inhaltes hatte sich vom Kropf in die Trachea ergossen, die platt gedrückt war. Der Muskelmagen enthielt sauer reagierende Nahrungsreste und viele Steine. Der Inhalt des Darms war neutral, das Tier war bedeutend abgemagert. Es war aber doch gelungen, das Tier 42 Tage, also wesentlich länger wie die drei ersten Tiere, am Leben zu erhalten. Ob dieses bessere Resultat dem Zusatz von Muskelfleisch, das als zusammengesetztes Nahrungsmittel aufser dem Eiweifs noch andere Stoffe, z. B. die gutschmeckenden Extraktivstoffe enthält, zuzuschreiben ist oder dem Umstand,

dafs die Fütterung vorsichtiger erfolgte und das Tier kräftiger war als seine Vorgänger, soll später erörtert werden. Der schliefsliche Ausgang war jedoch derselbe wie bei den vorhergehenden Versuchen.

V. Versuch.

Das Kasein wurde bei diesem Versuch als Eiweifskörper beibehalten, seine Menge auf Kosten der Kohlehydrate um 4% gegenüber dem Nahrungsgemisch II und III erhöht. Da es möglich schien, dafs die im 2., 3. und 4. Versuch schon zugunsten des Zuckers verminderte Stärkemenge immer noch zu grofs war, setzte ich sie noch mehr herab und erhöhte entsprechend den Gehalt des Gemisches an Zucker. Als anorganische Bestandteile verwendete ich diesmal nicht die Milchasche, sondern eine Mischung von Salzen, in der die Bestandteile der Weizenasche in ungefähr dieser entsprechendem Verhältnis vertreten waren. Die Zusammensetzung war in Prozenten folgende:

Natriumchlorid	0,67
Eisenchlorid	1,16
Phosphorsaures Kalium	50,76
» Natrium	15,85
» Kalzium	5,24
» Magnesium	24,54
Kieselsäure	1,78
	100,00

Aufserdem setzte ich hier dem Futter Zellulose zu, die ja auch im Weizenkorn in gewisser Menge enthalten ist. Bunge (20) spricht der Zellulose grofse Bedeutung für die Verdauung zu: »Als Nahrungsstoff kommt die Zellulose für den Menschen kaum in Betracht. Dagegen hat sie eine andere wichtige Bedeutung: sie wirkt als mechanischer Reiz zur Förderung der Darmperistaltik. Bei Tieren mit langem Darm ist die Zellulose aus diesem Grunde ganz unentbehrlich.« Auch Henriques und Hansen erachteten die Zellulose von grofser Bedeutung für die feste Konsistenz des Kotes. Es sollte daher geprüft werden, ob der Zusatz von Zellulose zu dem Gemisch der reinen Nahrungsstoffe dem Übel ab-

hilft; es wurden 2 % Zellulose, entsprechend der Menge im enthülsten Weizenkorn, beigemischt.

Es war nur schwierig, die Zellulose in geeigneter Form zu erhalten. Als grobe Fasern konnte man sie dem trockenen Pulver der Nahrungsstoffe nicht beifügen, weil es dann unmöglich war, aus dieser Mischung Tabletten herzustellen. Ich verfuhr in folgender Weise:

Ungefähr 10 g aschefreien Filtrierpapieres (von Schleicher und Schüll), das eine fast ganz reine Zellulose darstellt, wurden fein zerschnitten und in destilliertem Wasser zu einem Brei aufgeweicht. Dann wurde das Wasser abgegossen, die zurückbleibende Masse ausgedrückt und schliefslich in der hydraulischen Presse ausgeprefst, dann getrocknet. Ich erhielt so eine ganz harte, kompakte Masse. Diese zerrieb ich auf einem Reibeisen zu ganz feinen Fasern, die einen lockeren, feinen Filz bildeten. Die so hergestellte Zellulose mischte ich in einer grofsen Flasche mit weitem Hals den übrigen Bestandteilen des Futters durch längeres Schütteln bei und siebte die ganze Masse so lange durch ein Haarsieb, bis die Zellulose in feinsten Fäserchen gleichmäfsig in dem weifsen Pulver der übrigen Nahrungsstoffe verteilt war. Aus dieser trocknen Masse konnten, wie in den vorhergehenden Versuchen, die Tabletten hergestellt werden.

Das zu diesem Versuch verwendete Nahrungsgemisch hatte also folgende Zusammensetzung:

	lufttrocken in %	trocken in g
Kasein	20	18,41
Stärke	25	22,39
Zucker	47	46,67
Olivenöl	2	2
Salze	4	4
Zellulose	2	2

Dazu kam täglich ca. 1 g Olivenöl.

Taube V wog 328 g, ihr täglicher Bedarf betrug ca. 11 g = 10,5 g trocken = 122 Tabletten. Am Anfang liefs sich die Taube ohne Widerstand füttern, so dafs ich sogar ihre tägliche

Ration überschreiten konnte. Sie erhielt in der ersten Woche im Durchschnitt täglich 132 Tabletten (108 % des Bedarfs). Am Anfang der 2. Woche jedoch trat Erbrechen auf, so dafs ich die tägliche Nahrungsmenge beträchtlich reduzieren mufste. Sie betrug in dieser 2. Woche im Durchschnitt nur 47,5 % des Bedarfs. Trotzdem erbrach die Taube wieder mehrere Male einen Teil der ihr eingegebenen Nahrung. Ich suchte nun das Erbrechen dadurch zu bekämpfen, dafs ich das Tier öfter, aber mit kleinen Nahrungsmengen fütterte. Es erhielt so in der Zeit von 8 Uhr morgens bis 5 Uhr oder 6 Uhr abends 5—7—10mal je 5—8 Tabletten, also jedesmal eine sehr kleine Menge. Diese Art der Fütterung führte ich 2 Wochen lang durch. Aber auch so gelang es nicht, das Erbrechen hintanzuhalten. Jedesmal, wenn die Menge des Futters eine bestimmte Höhe erreichte, trat Erbrechen ein. Es war nicht möglich, dem Tier dauernd auch nur 70 % seines Bedarfes an reinen Nahrungsstoffen zuzuführen.

Auch bei diesem Versuch war Stärke und Zucker im Kot nicht nachzuweisen. Verdünnte man den Kot mit Wasser, so trat die Zellulose in Form langer, grober Fäden zutage.

Das Verhalten der Taube war also ebenso wie in den andern Versuchen. Es war ein günstiger Einflufs der Zellulose nicht zu bemerken; die Taube IV, welche keine Zellulose erhalten hatte, ertrug die Fütterung zwei Wochen länger als die Taube V mit Zellulose; bei den Tauben I—IV, deren Futter keine Zellulose enthielt, waren keine Zeichen von Darmverschlingung zu beobachten. In der 3. Woche wurde sie zusehends stumpfer und teilnahmsloser. Nach 4 Wochen mufste der Versuch aus äufseren Gründen abgeschlossen werden. Das Tier war sehr matt und hinfällig; dies änderte sich aber rasch, als es wieder Weizen als Futter erhielt. Schon nach 2 Tagen war es wieder munter wie am Anfang, und nach 8 Tagen Weizenfütterung hatte es bereits 44 g an Gewicht zugenommen. Nahrungsaufnahme und Gewichtsabnahme sind aus folgender Zusammenstellung ersichtlich:

	Zugeführte Nahrungsmenge in % des Bedarfes	Gewichtsabnahme in g
1. Woche	108	37
2. »	47,5	33
3. »	47	20 (öftere Fütterung)
4. »	47,5	25 » »

Im ganzen betrug die Gewichtsabnahme 115 g = 35% des Anfangsgewichtes.

Man könnte daran denken, ob nicht ein Teil des besseren Erfolges von Versuch V gegenüber den Versuchen I—III der Verwendung des Salzgemisches zuzuschreiben ist. Doch kann dieser Einflufs nicht von wesentlicher Bedeutung sein, sonst hätte die Taube V die Fütterung länger ertragen müssen, wenigstens so lange wie die Taube IV, welche Milchasche erhielt; es liegt näher, den Unterschied auf die vorsichtigere und zweckmäfsigere Fütterung in Versuch V zurückzuführen.

Ich möchte hier noch auf einen Punkt eingehen, den ich schon vorher (S. 22) kurz erwähnt habe; J. Forster (14) führte den Tod seiner Tauben auf den Salzmangel infolge der aschearmen Nahrung zurück. Er hatte aber keinen Kontrollversuch angeschlossen, d. h. er hatte keine seiner Tauben mit reinen Nahrungsstoffen und den nötigen Salzen gefüttert. Dieser Kontrollversuch ist nun in meinen Versuchen, insbesondere in dem Versuch mit der Taube V, gegeben und er zeigt, dafs es auch bei Zusatz der Salze nicht möglich war, eine Taube länger als 4 Wochen zu erhalten. Es kann also der Ausgang von Forsters Versuchen nicht durch den Salzmangel allein erklärt werden; die Erscheinungen, unter denen seine Tauben ohne Salz zugrunde gingen, waren genau die gleichen wie bei den meinen mit Salz.

Ehe ich auf das Resultat der beiden letzten Versuche (IV und V) eingehe, will ich noch einen Kontrollversuch beschreiben, der zur Klarlegung einiger Punkte dienen sollte. Es war die Frage: Ist es überhaupt möglich, eine Taube unter den gleichen Bedingungen, wie sie bei Versuch I—V gegeben waren, längere Zeit zu erhalten, d. h. bei zwangsweiser Fütterung mit einem

Futter, dessen Konsistenz von der des Weizens verschieden ist. Konnte nicht schon der Unterschied in der Konsistenz der Nahrung und der Umstand, dafs ein Tier, das gewöhnt ist, nach Belieben den ganzen Tag über zu fressen, nun gezwungen wurde, seinen ganzen Nahrungsbedarf bei 3maliger Fütterung aufzunehmen, jene Störungen erklären?

VI. Kontrollversuch.

600 g Weizen wurden zu einem feinen Pulver zermahlen. Da es wegen des Gehaltes an Kleber nicht möglich war, aus diesem Weizenmehl Tabletten herzustellen, knetete ich daraus unter Zusatz von etwas destilliertem Wasser einen Teig und formte aus diesem Pillen. Damit das Futter nicht zu trocken wurde, stellte ich es immer nur für wenige Tage her und bewahrte es feucht auf. Ich hatte also damit ein Futter, das genau dem Weizen entsprach, nur fehlte die feste Konsistenz des Weizenkorns.

Eine Taube von 357 g, die in einem ganz gleichartigen Käfig wie die übrigen gehalten wurde, erhielt täglich morgens, mittags und nachmittags von diesem Futter. In den ersten Tagen sträubte sie sich energisch gegen die zwangsweise Fütterung, weshalb ich mit einer geringeren Tagesmenge begann, die ich allmählich steigerte, bis die tägliche Ration von 18 g erreicht war. Doch blieb der Widerstand während der ganzen Versuchsdauer ziemlich heftig. Nach der 2. Woche erhöhte ich die Nahrungsmenge auf 22 g pro Tag. Von Beginn der 4. Woche an fütterte ich aber nicht mehr 3mal während eines Tages, sondern gab der Taube die ganze Tagesmenge bei nur einer Fütterung morgens (eine Woche hindurch).

Während der ganzen Versuchsdauer, d. h. während 30 Tagen traten keinerlei Störungen auf. Das Tier zeigte keine Veränderung im Verhalten oder Aussehen, bekam weder Diarrhöe noch Erbrechen. Nach 30 Tagen wurde der Versuch abgebrochen. Das Gewicht war in der 1. Woche um 44 g gesunken, hielt sich dann aber mit geringen Schwankungen auf seiner Höhe.

Gewicht der Kontrolltaube:

Beginn des Versuchs	357 g
Ende der 1. Woche	313 »
» » 2. »	312 »
» » 3. »	314 »
» » 4. »	311 »

Nachdem der Versuch abgeschlossen war und die Taube wieder nach Belieben Weizen fressen konnte, stieg nach 5 Tagen ihr Gewicht auf 356 g.

Die Ergebnisse der Versuche I—VI sind kurz zusammengefafst, folgende:

Die nicht wesentlichen Verschiedenheiten, die im Verlauf der Versuche I—V zutage traten, sind wohl gröfstenteils individuellen Verschiedenheiten der Tiere und auch dem Umstande zuzuschreiben, dafs in den Versuchen IV und V die Erfahrungen der vorhergehenden Versuche zugute kamen. Darum war der Zeitpunkt, zu dem die Stauung im Kropfe begann, bei den Tieren verschieden. Bei der Taube IV trat erst am 26. Tage zum ersten Male Erbrechen ein; auch ertrug sie eine viel gröfsere Menge des Futters als Taube V; jene vermochte im Durchschnitt während 4 Wochen 130 Tabletten täglich aufzunehmen, die letztere nur 80. Solche Verschiedenheiten in der Individualität der Tiere mögen vielleicht auch die verschiedenen Resultate bei den beschriebenen Versuchen von Steinitz u. a. bedingt haben.

Es gelang in zwei Fällen (Versuch I u. II), Tauben mit einer Mischung der einfachen reinen Nahrungsstoffe (Kasein, Stärke, Zucker, Fett und Milchasche) 17 Tage lang zu erhalten, in einem anderen Fall nur 9 Tage (Versuch III). In einem weiteren Versuch (Versuch V), bei dem das Gemisch aus Kasein, Stärke, Zucker, Fett, künstlicher Salzmischung und Zellulose bestand, konnte die Fütterung vier Wochen lang durchgeführt werden. Nach Ersatz des Kaseins durch ein zusammengesetztes Nahrungsmittel, durch Muskelfleisch (Versuch IV) ertrug eine Taube die Fütterung 42 Tage lang; hier waren auch schmeckende Substanzen in dem Nahrungsgemisch enthalten. Jedoch war es in allen

diesen vier Fällen nicht möglich, auf die Dauer täglich den Tieren die ganze Menge ihres Bedarfs zuzuführen, so dafs eine Abnahme ihres Gewichtes nicht verhindert werden konnte. Ein besseres Ertragen der reinen Nahrungsstoffe durch langsame Gewöhnung war nicht zu erreichen.

Der Kontrollversuch (Versuch VI) bewies, dafs man eine Taube bei zwangsweiser Fütterung mit einem Teig aus pulverisiertem Weizen ohne Störung 30 Tage lang nahezu auf ihrem Gewicht erhalten kann. Es war dabei ohne Einflufs, ob man die tägliche Futtermenge auf dreimal im Tag verteilte, oder ob man alles auf einmal des Morgens gab. Die Konsistenz dieses Futters war anders als beim Weizenkorn, die geschlossene, einheitliche Zellulosehülle war beseitigt.

Woran liegt es nun, dafs die Tauben die Fütterung mit den reinen Nahrungsstoffen (in den Versuchen I, II, III u. V) auf die Dauer nicht ertrugen? Es können verschiedene Faktoren in Betracht kommen: die physikalische Beschaffenheit (Konsistenz) des Futters, seine chemische Zusammensetzung und schliefslich das psychische Moment der zwangsweisen Zuführung des Futters und der Mangel an Genufsmitteln.

Wenn man eine normale Taube zwangsweise mit Weizenkörnern füttert, sie nach $1^1/_2$—2 Stunden tötet und den Kropf untersucht, so findet man die ganze Menge des zugeführten Futters noch in demselben und zwar fast unverändert. Die Körner sind noch fest und hart, nur an der Oberfläche etwas angefeuchtet, im Innern aber ganz trocken und unverändert. Tötet man das Tier 10 Stunden, nachdem man ihm so viel Weizen eingegeben hat, als es ohne heftiges Sträuben ertrug, so findet man ebenfalls noch einen grofsen Teil des Futters im Kropf. Die Körner sind dann nicht mehr hart und trocken, sondern vollkommen durchfeuchtet und etwas gequollen. Sie behalten aber ihre Form bei, es ist jedes einzelne Korn deutlich zu unterscheiden, es entsteht keine völlig aufgeweichte, breiartige Masse. Sind die Körner auf diese Weise vorbereitet, so gelangen sie nacheinander in den Vormagen, der bekanntlich den sauren Magensaft absondert, und dann in den dicken Muskelmagen.

Hier erst werden sie mit Hilfe von kleinen Steinen, die man immer im Muskelmagen findet, zerrieben, um dann im Dünndarm zu einer breiartigen, fast flüssigen Masse verwandelt zu werden. Auch wenn man ein Tier von selbst fressen läſst, ihm zu bestimmter Zeit die Weizenkörner wegnimmt und es dann nach ca. 10 Stunden tötet, ist der Befund derselbe: ein beträchtlicher Teil der Körner noch im Kropf in dem oben beschriebenen Zustand, einige (5—8 ca.) im Vormagen, der Muskelmagen mit einer ziemlich trockenen, zerriebenen Masse und mit Steinen gefüllt, im Dünndarm ein flüssiger Brei. Die Reaktion des Kropfinhalts war in all diesen Fällen schwach sauer, die des Vormagens und Muskelmagens stark sauer. In einem Fall lieſs die Prüfung mit Kongopapier bei Vormagen und Muskelmagen schwach blaue Verfärbung erkennen. Der Kropf stellt also ein Reservoir dar, in dem die Körner zur Verdauung vorbereitet, d. h. mit einem Sekret durchfeuchtet werden. Eine weitere Einwirkung auf die Körner erfolgt nicht; sie behalten vollkommen ihre Form bei und ebenso ihre derbe Zellulosehülle. Sie werden nur durch die Quellung etwas gröſser.

Anders ist es nun aber bei der Fütterung mit den Tabletten aus den reinen Nahrungsstoffen. Die Tabletten werden im Kropf in kurzer Zeit aufgeweicht und bilden dann eine kompakte, breiartige klebrige Masse. Diese bleibt im Kropf liegen, denn es gelingt dem Organismus nicht, sie allmählich in kleinen Mengen dem Vormagen und Muskelmagen zuzuführen, wenigstens gelingt es nicht auf die Dauer. Schon nach kurzer Zeit (höchstens 10 Tagen) ist der Kropf der Arbeit nicht mehr gewachsen, es beginnt eine Überfüllung und Stauung, und schlieſslich wird alles neue Futter sofort wieder erbrochen. Die im Kropfe liegende schwere Masse stellt einen beständigen Reiz dar und führt schlieſslich zu Entzündungserscheinungen, die den Zustand noch verschlimmern.

Dieser Auffassung der Erscheinungen widerspricht auch nicht der Ausfall des Kontrollversuches (Versuch VI). Hier wurden zwar auch keine festen Weizenkörner, mit denen sich die Tauben dauernd erhalten, sondern ein Teig aus fein zermahlenem Weizen-

pulver gefüttert. Aber doch war die physikalische Beschaffenheit dieses Futters, mit dem sich die Taube während 30 Tagen auf dem Gewicht erhielt, anders als die der Tabletten. Die Tabletten waren aus einem trockenen Pulver durch starkes Pressen hergestellt, konnten aber leicht durch Druck oder Zerreiben wieder in ein trockenes Pulver oder durch Anfeuchten in eine kompakte breiartige Masse verwandelt werden. Dies war bei dem Teig aus Weizenmehl nicht in dem Maſse der Fall, denn hier war die fein verteilte Zellulose und insbesondere der zähe Kleber in nicht nachzuahmender Weise den übrigen Bestandteilen ganz innig, man könnte sagen »organisch« beigemischt. Und dadurch wurde verhindert, daſs, wie bei den Tabletten, ein schwerer, homogener im Kropf zurückbleibender Brei entstand.

Es bestand also ein wesentlicher Unterschied in der physikalischen Beschaffenheit des künstlichen und des natürlichen Futters und es ist in hohem Grade wahrscheinlich, daſs diesem Umstand vor allem das Miſslingen der Versuche bei den Tauben zuzuschreiben ist.

Als ein weiterer Faktor für die Beurteilung der Versuchs. ergebnisse muſs die chemische Zusammensetzung des künstlichen Futters in Betracht gezogen werden.

Man könnte hier zunächst an die Art des Eiweiſses denken. Die Taube in Versuch IV bekam nämlich statt des Nahrungsstoffes Kasein Fleischpulver, d. i. ein zusammengesetztes Nahrungsmittel; sie war also nicht auf das Kasein als einzigen Eiweiſsstoff angewiesen, sondern erhielt die verschiedenen Eiweiſskörper des Muskelfleisches und dazu die schmeckenden Extraktivstoffe desselben. Auffallend ist nun, daſs diese Taube die Fütterung sechs Wochen lang ertrug, also eine im Verhältnis zu den Versuchen I, II, III und V wesentlich löngere Zeit. Ob in der Nahrung der höheren Tiere stets mehrere Eiweiſskörper vorhanden sein müssen, d. h. ob die Eiweiſskörper nicht gleichwertig sind, oder ob ein Organismus sich mit nur einem Eiweiſskörper und den übrigen Nahrungsstoffen dauernd erhalten kann, darüber liegen noch keine entscheidenden Versuche vor. C. Voit sagt darüber (Physiologie des allgem. Stoffwechsels u. der Ernährung S. 104): »Die ver-

schiedenen Modifikationen des Eiweifses haben höchst wahrscheinlich sämtlich ganz die gleiche Wirkung auf den Stoffumsatz, jedoch liegen hierüber noch keine genauen Untersuchungen vor.« Die interessanten Versuche einiger Autoren über den Nährwert phosphorhaltiger und phosphorfreier Eiweifskörper haben allerdings einen Unterschied dieser Eiweifsstoffe hervortreten lassen. In den Versuchen von Steinitz (21) zeigte sich beim Hund ein Unterschied im Verhalten der Eiweifsstoffe insofern, als bei Fütterung mit Kasein und Vitellin, welche Phosphor in organischer Bindung enthalten, ein ziemlich bedeutender Stickstoffansatz und Phosphoransatz erfolgte, während in einem Versuche mit Myosin und Phosphaten unter sonst gleichen Bedingungen der Stickstoffansatz geringer und der Phosphoransatz minimal war. Ebenso fand Zadik (10), dafs die Ausnutzung des Stickstoffs um ein Geringes und die Ausnutzung des Phosphors erheblich besser als bei Darreichung von phosphorhaltigen Eiweifskörpern (Kasein), als bei Darreichung eines phosphorfreien Eiweifskörpers (Edestin) mit Phosphaten; auch stellte er fest, dafs der Nährwert des Kaseins und des (eisenhaltigen) Vitellins nicht der gleiche ist; das Vitellin gewährt unter sonst gleichen Verhältnissen günstigere Bedingungen für einen Phosphor- und Stickstoffansatz als das Kasein. Ehrlich (13) kam bei seinen Versuchen zu denselben Ergebnissen wie Zadik. Nach Gotthelf Marcuse (9) ist jedoch der Nährwert des Kaseins der gleiche wie der der Eiweifskörper des Fleisches.

Röhmann (19) ist, wie schon Socin als möglich aussprach, auf Grund der zitierten Arbeiten (von Steinitz, Zadik und Ehrlich) der Ansicht, dafs nicht alle Eiweifskörper für die Ernährung gleichwertig sind, sich also nicht völlig vertreten können, weshalb er bei seinen eigenen Versuchen über Ernährung mit reinen Nahrungsstoffen mehrere Eiweifskörper (Hühnereiweifs, Vitellin, Nucleoproteid, Kasein) in dem Futter gemischt gab. Seine Versuche zeigten, dafs bei Ersatz des Kaseins durch das phosphorfreie Edestin die Tiere rascher an Gewicht abnahmen. Da aber keine Versuche vorliegen, in denen die Tiere unter sonst gleichen Bedingungen mit nur einem Eiweifskörper gefüttert

wurden, so ist aus dem Ergebnis dieser Versuchsreihen noch nicht zu entscheiden, ob wirklich die Kombination verschiedener Eiweifskörper nötig ist. Ich glaube nicht, dafs bei meinen Taubenversuchen das Vorhandensein nur eines Eiweifskörpers, des Kaseins, einen wesentlichen Mangel unseres Nahrungsgemisches darstellte; der Umstand, dafs die Taube IV, welche statt des Kaseins Fleischpulver erhielt, länger die Fütterung ertrug, ist vielmehr durch andere Einflüsse zwangloser zu erklären.

Man hat auch (Lunin, Socin u. a.) an die Notwendigkeit von organisch verbundenen Aschebestandteilen gedacht, an die organischen Verbindungen des Phosphors (die Nukleine und die Lecithine) und des Eisens.

Es könnten also phosphorhaltige Eiweifsstoffe in der Nahrung, die Nukleine, nötig sein, um die entsprechenden Verbindungen im Körper zu erhalten und zu bilden; es könnten aber auch diese Stoffe der Nahrung bei oder nach der Resorption zersetzt und dann aus phosphorfreiem Eiweifs und Phosphaten hypothetisch wieder aufgebaut werden.

Marcuse (9) war imstande, einen Hund mit einer Nahrung, die als einzigen Eiweifskörper Kasein mit organisch gebundenem Phosphor enthielt, auf dem Stickstoff- und Phosphorgleichgewicht zu erhalten und Ansatz von Stickstoff und Phosphor zu bewirken; aber in der Nahrung waren auch Phosphate enthalten, welche den Ansatz hervorbringen konnten; Marcuse meint allerdings, der Ansatz wäre hauptsächlich auf ein Zurückhalten des organisch gebundenen Phosphors zurückzuführen. Steinitz (21) legte sich daher die Frage vor, ob organische Phosphorverbindungen (Nukleoalbumin und Vitellin) bei Ausschlufs von Phosphaten zu einer Vermehrung des Körperphosphors führen; er sah beim Hunde einen solchen Ansatz, es ist jedoch dadurch nicht bewiesen, dafs der im Körper zurückgehaltene Phosphor wirklich in Nukleinproteiden abgelagert war. Es erscheint mir noch nicht entschieden zu sein, ob phosphorhaltige Eiweifsstoffe oder das phosphorhaltige Lecithin in der Nahrung zugeführt werden müssen; man müfste zu diesem Zwecke zusehen, ob der Körper ohne diese phosphorhaltigen Stoffe auf die Dauer sich erhalten läfst, also

eine Synthese dieser Stoffe aus phosphorfreien Stoffen und Phosphaten stattfindet.

Winf. S. Hall (17) hatte bei seinen Versuchen über das Verhalten des Eisens im tierischen Organismus (weifser Mäuse) ein Gemisch aus Kasein, Stärke, Fett und Mineralsalzen gegeben, wobei die Tiere aber schon nach 4 Wochen starke Gewichtsabnahme zeigten und vor dem 40. Tag teilweise zugrunde gingen. Er wollte nun gesehen haben, dafs die mit eisenfreiem, aber noch organisch gebundene Aschenbestandteile enthaltendem Kasein gefütterten Tiere weniger an Gewicht abnahmen als die mit einem an Eisen und an organisch gebundenen Aschebestandteilen freiem Kasein gefütterten. Hall führt daher die schlechten Erfolge bei dem künstlichen Futter wesentlich auf die Spaltung der an Eiweifs organisch gebundenen Aschebestandteile zurück; es genügten, so meint er, dem Organismus für seine Ernährung die reinen anorganischen Salze nicht, er bedürfe wohl die mit dem Eiweifs verbundenen Aschebestandteile.

Steinitz (18) wendet in seiner Dissertation (S. 20) dagegen ein, dafs man bis jetzt (er meint offenbar von Basen) nur von dem Eisen weifs, dafs es in organischer Bindung vorkommt, im Hämoglobin und in Nukleoproteiden. Dasselbe für die Alkalien und Erdalkalien anzunehmen, liege kein Grund vor. Letztere verbinden sich zwar mit einer Reihe der verschiedensten Eiweifsstoffe zu salzhaltigen Körpern, es sei aber nicht erforderlich, eine organische Substanz in Verbindung mit einer bestimmten anorganischen Base zu verfüttern; es käme darauf an, dafs ein bestimmtes Verhältnis bestehe zwischen den organischen Substanzen und den anorganischen und der Dissoziationsfähigkeit beider.

Es ist über diese Beziehungen bis jetzt zu wenig bekannt. Auch glaube ich nicht, dafs die Resultate jener Versuche von Hall klar genug sind, dafs man jene Schlüsse daraus ziehen dürfte; denn die geringen Unterschiede im Ausgang der Versuche kann man auch individuellen Verschiedenheiten der Tiere zuschreiben.

Steinitz ist geneigt (S. 42), den Mifserfolg der künstlichen Fütterung in dem Mangel an eisenhaltigen Eiweifskörpern zu

erblicken, weil er einen jungen Hund bei Zusatz von eisenhaltigem Nukleoproteid einige Zeit vollkommen gesund bleiben sah, nur weiſs er nicht, wie lange Zeit das Tier sich damit erhalten hätte.

Man könnte endlich die Abwesenheit von schmeckenden Stoffen in dem künstlichen Futter und die Einförmigkeit desselben als Grund des Versagens ansehen. Die Genuſsmittel haben ja gewiſs eine groſse Bedeutung für die Ernährung; der Mensch vermag ein geschmackloses Gemische der Nahrungsstoffe nicht längere Zeit aufzunehmen, und man weiſs auch, wie wählerisch die Tiere in der Auswahl ihres Futters sind, und wie sie das nicht Zusagende abweisen. Die Abwechslung in den Genuſsmitteln braucht jedoch nicht groſs zu sein; die italienischen Arbeiter z. B. begnügen sich ausschlieſslich mit der aus Mais bereiteten, immer in gleicher Weise mit Wasser gekochten Polenta. Die Versuche von Lunin (15) und Socin (16) tun dar, daſs Mäuse sich mit einer einförmigen Nahrung von eingedampfter Milch und einem Eigelbstärkegemisch von immer gleichem Geschmacke längere Zeit zu ernähren vermögen. C. Voit hat eine Taube während 124 Tagen nur mit Erbsen gefüttert und erhalten. Aber alle diese Nahrungsmittel stellen ein kompliziertes Gemische dar, welches schmeckende Stoffe und Genuſsmittel enthält, während bei künstlich hergestelltem Futter die Genuſsmittel fehlen. Die Genuſsmittel sind Reizmittel, welche für die Prozesse der Ernährung und für andere Vorgänge im Körper durch Reizung bestimmter Nerven wichtige und unter Umständen unentbehrliche Dienste leisten. Ihre Wirkung geht bekanntlich von den Geschmackssinnesorganen in der Mundhöhle auf die Zentralorgane der Geschmacksempfindung und von da auf Drüsen im Verdauungsschlauch; sie wirken auch nach dem Verschlucken direkt reizend auf die Nerven des letzteren, ja es rufen schon Vorstellungen der schmeckenden Speisen vom Groſshirn aus solche Einflüsse hervor. Die Geschmacksempfindung ist nicht absolut notwendig für die Ernährung, denn man vermag Geisteskranke längere Zeit mit der Schlundsonde zu füttern oder Kranke mit Stenose der Speiseröhre durch eine Magenfistel zu ernähren, das

Gleiche kann bei Hunden durch die Magenfistel geschehen; die Menschen und die Hunde würden ohne die Geschmacksempfindung nur mit Widerwillen die geschmacklose Speise verschlucken. Unsere Tauben, so sollte man denken, würden daher auch die zwangsweise Fütterung mit einem geschmacklosen Gemenge ertragen. Es ist wenig wahrscheinlich, dafs die Taube IV, welche statt des Kaseins das Fleischpulver bekam, deshalb das Futter längere Zeit nahm, weil in dem Fleischpulver schmeckende Extraktivstoffe enthalten waren; wenigstens ist an dem trockenen Pulver kaum ein Geschmack wahrzunehmen; auch nehmen Hunde längere Zeit ausgewaschenes Fleisch mit Stärkemehl und Fett auf, ohne dafs Störungen in der Ernährung eintreten.

Der Fortfall des physischen Moments vom Grofshirn aus, das namentlich von Pawlow (22) in seinen Untersuchungen über die Arbeit der Verdauungsdrüsen hervorgehoben worden ist, kommt bei der Fütterung mit reinen Nahrungsstoffen in Betracht. Die Vorstellungen von etwas Schmackhaftem bei der sogenannten Scheinfütterung von Hunden erwiesen sich als der stärkste und erste Stimulus für die Tätigkeit der Magendrüsen, so dafs man von einer förmlichen Psychologie der Drüsenabsonderung sprechen kann, von ihrer Beeinflussung durch Empfindungen, Wünsche und Gedanken. Bei der zwangsweisen Fütterung eines geschmacklosen, einförmigen und ungewohnten Gemisches fällt dieses fördernde Moment weg und an seine Stelle tritt das Entgegengesetzte, der Widerwille. Und damit könnte ein Hindernis für die künstliche Ernährung mit reinen Nahrungsstoffen ohne Genufsmittel gegeben sein. Wir haben häufig bei den Untersuchungen über den Stoffwechsel und die Ernährung die Erfahrung gemacht, dafs, wenn Hunde einen Widerwillen an einer Nahrung bekommen haben und Erbrechen eingetreten ist, diese Tiere zu einer Fortsetzung der Versuche nicht mehr zu gebrauchen sind; auch ist es bekannt, dafs beim Menschen eine vorher sehr gerne gegessene Speise, durch welche ein Magenkatarrh eingetreten ist, noch nach Jahren nicht mehr ertragen wird. Auch könnte die zwangsweise Fütterung der Tauben an und für sich den schlechten Erfolg bewirken.

Betrachten wir nun unter all diesen erörterten Gesichtspunkten die Ergebnisse unserer Versuche an den Tauben. Taube IV, welche Fleischmehl erhielt, hat zwar die Fütterung länger (6 Wochen) ertragen als die übrigen (I II III). Aber es ist nach dem vorher Gesagten kaum anzunehmen, daſs dieses bessere Resultat auf den Gehalt ihres Nahrungsgemisches an mehreren Eiweiſskörpern oder an schmeckenden Extraktivstoffen zurückzuführen ist. Der Weizen enthält sehr wenig Extraktivstoffe, und es ist nicht anzunehmen, daſs ihre Wirkung auf die wenig entwickelten Geschmackssinnesorgane der Tauben sehr groſs ist. Freilich stehen einer exakten Beantwortung dieser Frage groſse Schwierigkeiten entgegen; jedenfalls wäre es nicht richtig, einfach die Beobachtungen beim Menschen oder bei Säugetieren auf diese unbekannten Verhältnisse zu übertragen. Dazu kommt, daſs der schlieſsliche Ausgang dieses Versuches (IV) derselbe wie bei den übrigen war. Es liegt also näher, den Unterschied im Verlauf der Versuche auf andere Ursachen zurückzuführen. Taube IV war bedeutend schwerer und kräftiger gebaut als die anderen Tauben; sie wog 157—216 g mehr als die anderen. Auſserdem kamen diesem Versuch die Erfahrungen, die ich bei der Fütterung der drei ersten Tauben gemacht hatte, zugute. Durch möglichst langes Vermeiden der Anschoppung im Kropf durch vorsichtige Fütterung und entsprechende Verminderung der Nahrungszufuhr bei den ersten Anzeichen der Stauung, läſst sich das Ertragen der künstlichen Fütterung wohl verlängern. Ich glaube also nicht, daſs bei den zwangsweise gefütterten Tauben der Mangel an schmeckenden Stoffen in der künstlichen Nahrung und der Wegfall ihrer Wirkungen auf die Vorgänge der Verdauung den Miſserfolg wesentlich bestimmt hat. Anders wird es jedoch sein bei den freiwillig fressenden Tieren wie z. B. den Mäusen von Lunin und Socin, die nach Belieben fressen. In dem bei den Tauben I, II und III verfütterten Kasein waren Phosphor und etwas Eisen organisch gebunden enthalten, so daſs also hierin kein Mangel vorliegt; das Eisen war allerdings zum gröſsten Teil nur als anorganisches Salz vertreten, aber es ist noch nicht entschieden, ob der Organismus organisch gebundenes Eisen

absolut nötig hat oder auch mit anorganischem Eisen seinen Bedarf zu decken vermag.

Ich war eine Zeit lang geneigt, dem psychischen Moment einen wesentlichen Einfluſs zuzusprechen. In der Tat scheint eben die freiwillige Nahrungsaufnahme bei der Taube etwas ganz Anderes zu sein als die zwangsweise Fütterung. Taube V, die 4 Wochen lang mit den reinen Nahrungsstoffen gefüttert worden war, besonders gegen Ende des Versuchs häufig erbrochen hatte und schlieſslich sehr hinfällig war, fraſs sofort reichlich von den Weizenkörnern, die ich ihr am 29. Tage vorsetzte und nahm in 7 Tagen um 44 g zu. Es konnte also eine wesentliche Störung in der Verdauung durch die vorhergehende zwangsweise Fütterung mit den reinen Nahrungsstoffen nicht vorhanden sein; was in den Magen und Dünndarm gelangte, wurde offenbar ganz normal verdaut, denn es fanden sich nie Bestandteile der Nahrung im Kot. Die Zwangsfütterung an und für sich kann jedoch nicht das entscheidende Moment für das Nichtertragen des Gemisches der reinen Nahrungsstoffe gewesen sein, denn das zwangsweise gegebene Weizenpulver in Versuch VI wurde 30 Tage lang ohne irgend eine Störung ertragen; die von C. Voit mit Erbsen zwangsweise gefütterte Taube wurde 124 Tage am Leben und auf ihrem Gewicht erhalten.

Es bleibt nach allen diesen Erörterungen nichts Anderes übrig als den Grund für das Nichtertragen des von uns den Tauben zwangsweise beigebrachten Gemisches der reinen Nahrungsstoffe in der besprochenen physikalischen Beschaffenheit desselben zu suchen. Die Weizenkörner bleiben im Kropf und Vormagen als solche bestehen und werden erst im Muskelmagen zerdrückt; das künstliche leicht pulverisierbare Gemisch zerfällt im Kropf zu einer breiartigen Masse, die sich anhäuft und nicht weiter befördert werden kann. Der Zusammenhang wird bei dem Weizenkorn durch die Zellulose und den Kleber erhalten, was daraus hervorgeht, daſs, wenn man das Weizenkorn pulverisiert und die daraus geformten Pillen zwangsweise füttert, der Zerfall der breiartigen Masse nicht eintritt und das Tier sich erhält. Ich bin überzeugt, daſs, wenn es gelänge, den Zerfall der Pillen oder

Tabletten im Vormagen durch irgendeinen Kunstgriff hintanzuhalten, die Tauben mit den reinen Nahrungsstoffen dauernd am Leben erhalten werden könnten.

2. Versuche mit Ratten.

Es hat sich bei den vorstehenden Versuchen deutlich gezeigt, und Forsters Erfahrungen bestätigen dies, dafs Tauben zu Fütterungsversuchen mit künstlicher Nahrung wenig geeignet sind. Wohl bieten diese Tiere den großen Vorteil, dafs man ihnen leicht Nahrungsstoffe beibringen kann, aber es stellte sich heraus, dafs das angewendete Gemische der reinen Nahrungsstoffe mit dem reichlichen Gehalt an Stärkemehl im Kropf zu einem kompakten Brei zerfällt, der sich anstaut und nicht nach dem Vormagen befördert wird.

Die Unmöglichkeit, an diesen Tieren die aufgestellte Frage zu lösen, war die Veranlassung, die Versuche mit reinen Nahrungsstoffen noch an einem anderen Tier anzustellen, nämlich an Ratten. Im Januar 1905 erschienen die vorher erwähnten Versuche mit künstlicher Nahrung von V. Henriques und C. Hansen und dann die von Falta und Nöggerath an weifsen Ratten.

Die ersteren bestimmten uns, an weifsen Ratten die Versuche aufzunehmen und zu prüfen, ob sich dieselben nicht längere Zeit hindurch erhalten können, als es Henriques und Hansen gelungen war.

Ich verwendete zu dem Nahrungsgemisch:

Eiweifs: Kasein, dargestellt nach Hammarsten (von Merck in Darmstadt), das gleiche Präparat wie zu den Versuchen mit den Tauben.

Kohlehydrate: Rohrzucker, ebenfalls das gleiche Präparat wie früher. Gehalt an $N = 0{,}04\,\%$ (Bestimmung nach Kjeldahl).

Fett: Reines ausgelassenes Schweinefett.

Zellulose: Wie vorher in Versuch V, aschefreies Filtrierpapier, welches durch Behandlung mit Salzsäure und Flufssäure hergestellt war (Schleicher und Schüll).

Salze:	Kaliumchlorid	34,375 %
	Natriumchlorid . . .	34,375 »
	Kalziumphosphat . . .	31,250 »

Kasein, Zucker und Salze wurden gemischt und in das Fett in einer grofsen Reibschale eingetragen. Die Zellulose wurde fein zerschnitten und in destilliertem Wasser zu einem flockigen Brei aufgeweicht; dann das Wasser abgegossen und ausgeprefst und die etwas feuchte, filzige Masse in der Reibschale den andern Stoffen innig beigemischt, bis eine kompakte, weiche Mischung hergestellt war. Ihre Zusammensetzung war folgende:

Kasein . . .	12,5 %	Futter Nr. 1.
Fett	54,0 »	
Zucker . . .	18,0 »	
Salze	3,0 »	
Zellulose . . .	12,3 »	

In einem anderen, gleichzeitig hergestellten Gemisch fehlte der Zucker. Es hatte folgende Zusammensetzung:

Kasein . . .	13,8 %	Futter Nr. 1a.
Fett	69,0 »	
Salze	3,4 »	
Zellulose . . .	13,8 »	

Von diesen beiden Futtergemischen erhielten die Ratten täglich so viel sie fressen wollten. Sie wurden einzeln in geräumigen Käfigen gehalten, welche in einer dunklen Ecke des Zimmers in der Nähe der Heizung aufgestellt waren. Es wurde immer für eine genügende Menge destillierten Wassers gesorgt. Der Kot der Tiere fiel durch den Boden des Käfigs auf ein Blech, so dafs er von den Ratten nicht gefressen werden konnte. Eine Ratte (I) war ganz weifs, die beiden anderen (II und III) waren gescheckt.

Ratte I erhielt von Futter Nr. 1a, die beiden anderen von Futter Nr. 1. Ratte 1 frafs am wenigsten gut und sah schon in der dritten Woche struppig aus. Sie erhielt daher am 17. Tage das gleiche Futter wie Ratte II und III, die in Wesen und Aussehen keine Veränderung zeigten.

Da alle drei Tiere wenig frafsen und die konstante Gewichtsabnahme bewies, dafs die Nahrung sie nicht auf ihrem stofflichen Bestand erhalten konnte, wurde zu Beginn der dritten Versuchswoche die Zusammensetzung folgendermafsen geändert:

Kasein	12 %	Futter Nr. 2.
Fett	55 »	
Zucker	18 »	
Salze	6 »	
Zellulose . . .	9 »	

Ich habe also dabei die Menge der Zellulose um 3,5 % herabgesetzt, weil die Tiere im Verhältnis zu der geringen Menge des Futters, das sie täglich frafsen, viel von diesem unverdaulichen Stoff aufnahmen, der nur den Darm durchwanderte und im Kot wieder ausgeschieden wurde. Aber auch dieses Futter erhöhte weder die Frefslust der drei Ratten, noch konnte es eine weitere Abnahme ihres Gewichtes verhindern.

Auch eine Herabsetzung des Fettgehaltes zugunsten von Eiweifs und Zucker im Futter von Ratte I nützte nichts. Ratte I fand ich am 43. Versuchstag tot im Käfig. Es waren bis zuletzt aufser der konstanten Gewichtsabnahme keine krankhaften Symptome an ihr aufgetreten.

Die Sektion ergab hochgradige Abmagerung, völliges Schwinden des subkutanen Fettes; Zeichen irgendwelcher Organerkrankungen waren nicht vorhanden.

Bei Ratte II und III war während dieser Zeit der Zustand gleich geblieben. Sie nahmen ebenfalls konstant an Gewicht ab, aber bei weitem nicht in dem Mafse wie Ratte I, die in 42 Tagen 70 g an Gewicht verloren hatte. (36,2 % des Anfangsgewichtes.) Ihr Aussehen war nicht mehr so gut wie zu Anfang. Sie waren etwas struppig geworden, zeigten aber in ihrem Wesen keine Änderung. Ihre Frefslust war ziemlich wechselnd, im ganzen aber gering.

Ich änderte nun am 38. Versuchstage für Ratte III das Futter in der Weise, dafs ich seinen Gehalt an Fett herabsetzte, an Zucker und Eiweifs um ein Geringes erhöhte und Stärke dazu

gab. Der Zellulosegehalt wurde ebenfalls etwas herabgesetzt. Das Futter hatte nun folgende Zusammensetzung:

Kasein . . .	18,3 %	Futter Nr. 3.
Zucker . . .	23,0 »	
Stärke	19,2 »	
Salze	2,6 »	
Zellulose . . .	6,2 »	

Ratte 2 bekam das gleiche Futter wie bisher (Futter Nr. 2).

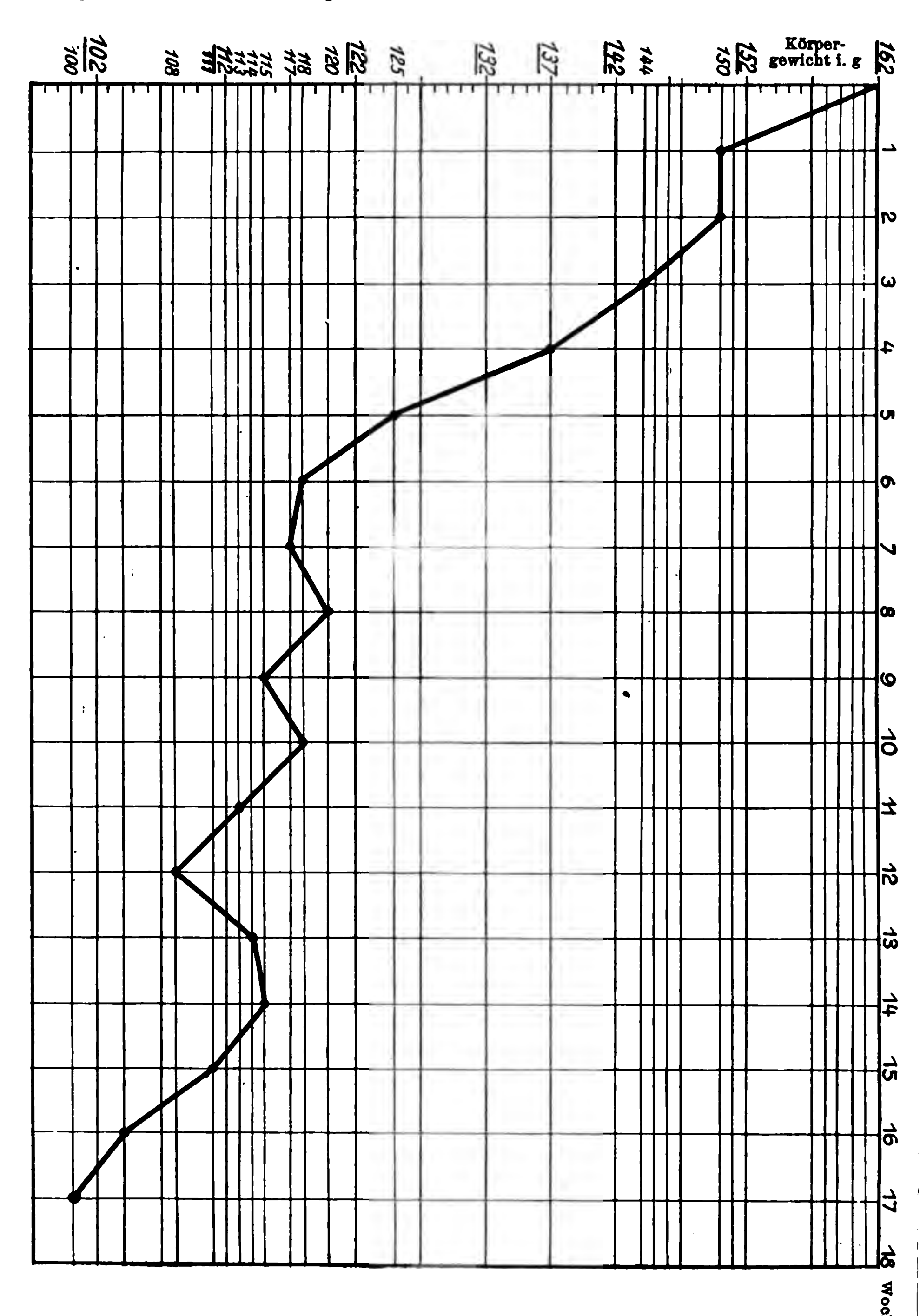
Ratte III fraſs aber von diesem neuen Futter Nr. 3 noch weniger als von dem alten Nr. 2, so daſs ich ihr nach fünf Tagen wieder von letzterem gab, das ich nun beibehielt. Ratte III ging am 73. Tag, ohne vorher irgendwelche Krankheitserscheinungen gezeigt zu haben, ein.

Die Sektion ergab starke Abmagerung. Weder im Verdauungstraktus noch in den übrigen Organen wären krankhafte Erscheinungen zu konstatieren. Ratte II blieb mit Futter Nr. 2 in Aussehen und Verhalten unverändert. Sie hat sich von der 6. Woche bis zur 11. Woche mit einigen Schwankungen auf ihrem Gewicht gehalten, dann nahm ihr Gewicht konstant ab und am 125. Tage ging das Tier, ebenso wie die übrigen, ein, ohne vorher Krankheitssymptome gezeigt zu haben. Bei der Sektion fand sich auſser beträchtlicher Abmagerung nichts Besonderes.

Folgende Zusammenstellung (S. 59) gibt eine Übersicht über die Gewichtsveränderungen.

Diese Versuche zeigen also, daſs es wohl möglich ist, Tiere, die sich zur Fütterung mit reinen Nahrungsstoffen eignen, längere Zeit mit solchen zu erhalten. Freilich konnte mit diesem Nahrungsgemisch bei Ratte I und III eine konstante Gewichtsabnahme nicht verhindert werden, und auch Ratte II hat sich erst nach beträchtlicher Gewichtsabnahme längere Zeit mit Schwankungen auf ihrem Gewicht gehalten. Dann ist dasselbe allerdings wieder gleichmäſsig gesunken bis das Tier einging. Immerhin war es gelungen, diese Ratte 124 Tage lang mit den reinen Nahrungsstoffen am Leben zu erhalten. Die beistehende Kurve gibt die Gewichte dieses Tieres im Laufe des Versuches an.

Ich glaube aus den Ergebnissen meiner Versuche mit den Ratten schlieſsen zu dürfen, daſs die Erhaltung von Tieren mit


Körper-
gewicht i. g
162
152
150
144
142
137
132
125
122
120
118
117
115
114
113
112
111
108
102
100
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18 Woch.

	Ratte I	Ratte II	Ratte III
Anfangsgewicht	193	162	190
Ende der 1. Woche	186	150	177
» » 2. »	176	150	164
» » 3. »	166	144	158
» » 4. »	148	137	153
» » 5. »	123	125	146
» » 6. »	Tod	118	134
» » 7. »		117	131
» » 8. »		120	125
» » 9. »		115	117
» » 10. »		118	105
» » 11. »		113	Tod
» » 12. »		108	
» » 13. »		114	
» » 14. »		115	
» » 15. »		111	
» » 16. »		104	
» » 17. »		100	
» » 18. »		Tod	

reinen Nahrungsstoffen auch auf die Dauer möglich ist, was mit den Angaben von Röhmann für Mäuse übereinstimmt. Wenn es möglich ist, 124 Tage lang Tiere mit einem Futter am Leben zu erhalten, so wird man wohl schliefsen dürfen, dafs dasselbe alle zum Leben notwendigen Stoffe enthalten hat. Ich bin in diesen Versuchen bei der Herstellung des Nahrungsgemisches den Angaben von V. Henriques und C. Hansen (23) in der oben zitierten Arbeit gefolgt. Welche Gründe für diese Autoren mafsgebend waren, die einzelnen Nahrungsstoffe gerade in diesem Mengenverhältnis zu mischen, ist aus der Arbeit nicht ersichtlich. Es gelingt vielleicht durch Herabsetzung des Kaseingehaltes und Erhöhung der Kohlehydratmenge, sowie durch Hinzufügung einiger anorganischer Bestandteile (Eisen) noch bessere Resultate zu erzielen. Es war mir nicht möglich, die Versuche mit Ratten, deren Ergebnisse auf einen Weg hinweisen, der zum Ziele zu führen scheint, weiter fortzusetzen. Es wird die nächste Aufgabe sein, in der oben angedeuteten Weise die Zusammensetzung des Nahrungsgemisches zu ändern und die sich so ergebenden

Erfahrungen für weitere Versuche zu verwerten. So gelingt es vielleicht doch, eine Nahrung aus reinen Nahrungsstoffen ohne Genufsmittel herzustellen, welche alle zur dauernden Erhaltung eines Tieres nötigen Stoffe im richtigen Mengenverhältnis enthält.

Die Versuche mit der dem Belieben der Tiere überlassenen Nahrung leiden darunter, dafs die letzteren nur nach ihrem jeweiligen Appetit essen, der sehr wechselnd ist; es spielt da ein Moment, die Lust nach Abwechslung im Geschmacke, herein, welches man experimentell nicht beherrscht. Ich bin überzeugt, dafs es dieser Moment ist, und nicht der Mangel eines notwendigen Nahrungsstoffes, welches eine sehr lang andauernde, freiwillige Aufnahme ein und desselben wenig schmackhaften Gemisches verhindert. Bei den Ernährungsversuchen sind im physiologischen Institut vielfache Erfahrungen hierüber gemacht worden; so erlebt man z. B. bei Hunden öfter, dafs ein Tier, welches ein Nahrungsgemisch einige Zeit mit Begierde aufgenommen hat, die weitere Aufnahme verweigert, so dafs der Versuch ausgesetzt oder die Nahrung zwangsweise beigebracht werden mufste, ja dafs auch letzteres wegen Erbrechen und anderer Verdauungsstörungen nicht mehr möglich war. Wenn man glaubt die Versuchsanordnung auf das Beste eingerichtet zu haben, so passiert es nur zu oft, dafs die Renitenz der Tiere einen Strich durch die Rechnung macht. Alles das, was C. Voit in seiner Lehre von dem allgemeinen Stoffwechsel und der Ernährung (S. 420 u. f.) über die Bedeutung der Genufsmittel und der Abwechslung im Geschmacke gesagt hat, kommt auch bei den Versuchen mit reinen Nahrungsstoffen zur Geltung. Für diese Auffassung spricht, dafs die Tiere sich längere Zeit mit dem ihnen vorgesetzten Nahrungsgemische auf ihrem Gewichte erhalten und dann fast plötzlich, zugleich mit einer verminderten Futteraufnahme, an Gewicht abnehmen und dann in einigen Tagen zugrunde gehen; sich aber rasch erholen, wenn man ihnen in dem herabgekommenen Zustande ihr natürliches Futter reicht. Die Tiere nehmen also aus dem angegebenen Grunde weniger und ungenügende Nahrung auf und verlieren deshalb immer mehr an Körpersubstanz bis zum Tode; es ist nicht so, dafs aus irgendeiner Ursache

Veränderungen im Körper eintreten und infolge davon der Appetit leidet; die Ratten ertragen den vollständigen Hunger nur 4—6 Tage, so dafs bei ungenügender Nahrungsaufnahme in kurzer Zeit der Tod erfolgt. Damit stimmt auch überein, dafs man bei den verendeten Tieren keine krankhaften Veränderungen wahrnimmt und nur das sichtbare Fett völlig geschwunden ist. Der vorher (S. 27) zitierte Schlufssatz der Abhandlung von Falta und Nöggerath scheint dafür zu sprechen, dafs diese Forscher einer ähnlichen Anschauung nicht abgeneigt wären.

Zum Schlusse ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Professor O. Frank für seine mannigfache Unterstützung bei der Ausführung meiner Versuche auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank zu sagen.

Literaturverzeichnis.

1) Carl Voit, Physiologie des allgemeinen Stoffwechsels und der Ernährung. Hermanns Handb d. Physiol. 1881, Bd. 6, Teil I, S. 19.

2) P. Plósz, Über Peptone und Ernährung mit denselben. Pflügers Archiv 1874, Bd. 9 S. 323 und (mit Gyergyai) 1875, Bd. 10 S. 536.

3) Rich. Maly, Über die chemische Zusammensetzung und die physiologische Bedeutung des Peptons. Pflügers Archiv 1874, Bd. 9 S. 585.

4) H. Weiske, M. Schrodt u. St. v. Dangel, Über die Bedeutung des Asparagins für die tierische Ernährung. Zeitschr. f. Biol. 1879, Bd. 15 S. 261.

5) F. Röhmann, Beiträge zur Physiologie des Glykogens. Pflügers Archiv 1886, Bd. 39 S. 21.

6) H. Weiske, Über den Einflufs von kalk- oder phosphorsäurearmer Nahrung auf die Zusammensetzung der Knochen. Zeitschr. f. Biol. 1871, Bd. 7 S. 179 u. 333.

7) H. Weiske u. E. Wildt, Zeitschr. f. Biol. 1873, Bd. 9 S. 541.

8) E. Salkowski, Über Anwendung eines neuen Kaseinpräparates »Eucasin« zu Ernährungszwecken. Deutsche med. Wochenschr. 1896, Nr. 15.

9) Gotthelf Marcuse, Über den Nährwert des Kaseins und über das Verhalten der Phosphorausscheidung bei Stoffwechselversuchen mit Kasein. Pflügers Archiv 1896, Bd. 64 S 243; 1897, Bd. 67 S. 363.

10) H. Zadik, Stoffwechselversuch mit phosphorhaltigen und -freien Eiweifskörpern. Pflügers Archiv 1899, Bd. 77 S. 1.

11) Johannes Potthast, Beiträge zur Kenntnis des Eiweifsumsatzes im tierischen Organismus. Inaug.-Diss. Münster 1887.

12) E. Salkowski, Berliner klin. Wochenschr. 1894, Nr. 51.

13) Ernst Ehrlich, Stoffwechselversuche mit P-haltigen und P-freien Eiweifskörpern. Inaug.-Diss. Breslau 1900.

14) Jos. Forster, Versuche über die Bedeutung der Aschebestandteile in der Nahrung. Zeitschr. f. Biol. 1873, Bd. 9 S. 297.

15) N. Lunin, Über die Bedeutung der anorganischen Salze für die Ernährung des Tieres. Zeitschr. f. physiol. Chemie 1881, Bd. 5 S. 31.

16) C. H. Socin, In welcher Form wird das Eisen resorbiert? Zeitschr. f. physiol. Chemie 1891, Bd. 15 S. 93.

17) Winf. S. Hall, Über die Herstellung eines künstlichen Futters. Archiv f. Physiol. von du Bois-Reymond 1896, S. 49 u. 142.

18) Franz Steinitz, Über Versuche mit künstlicher Ernährung. Inaug.-Diss. Breslau 1900.

19) F. Röhmann, Über künstliche Ernährung. Klin. therap. Wochenschr. 1902, Nr. 40 S. 1.

20) G. v. Bunge, Lehrb. d. physiol. u. pathol. Chemie 1887, S. 76 u. 79.

21) Franz Steinitz, Über das Verhalten phosphorhaltiger Eiweifskörper im Stoffwechsel. Pflügers Archiv 1898, Bd. 72 S. 75.

22) J. P. Pawlow, Die Arbeit der Verdauungsdrüsen. Wiesbaden 1898.

23) V. Henriques u. C. Hansen, Über Eiweifssynthese im Tierkörper. Zeitschr. f. physiol. Chemie 1904/05, Bd. 43 S. 417.

24) E. Abderhalden u. P. Rona, Fütterungsversuche mit durch Pankreatin hydrolisiertem Kasein (Zeitschr. f. physiol. Chem. 1904, Bd. 42 S. 528) und über die Verwertung der Abbauprodukte des Kaseins im tierischen Organismus (Zeitschr. f. physiol. Chemie 1905, Bd. 44 S. 198).

25) O. Löwi, Über Eiweifssynthese im Tierkörper. Archiv f. exp. Pathol. u. Pharm. 1902, Bd. 48 S. 303.

26) W. Falta u. C. T. Nöggerath, Fütterungsversuche mit künstlicher Nahrung. Beiträge z. chem. Physiol. u. Pathol. von Franz Hofmeister 1905, Bd. 7, Heft 7/9, S. 313.

Über den Stensonschen Versuch beim Frosch.[1])

Von

Wilhelm Scheffer.

(Aus dem physiologischen Institut zu München.)

Einleitung.

Nach Alb. v. Haller[2]) soll J. Swammerdam vor Nikolaus Stenson[3]) den sog. Stensonschen Versuch beschrieben haben; er wurde zuerst am Warmblüter angestellt und bestand in der Unterbindung der Bauchaorta. Man fand, dafs die hinteren Extremitäten nach diesem Eingriff rasch gelähmt wurden und sich von dieser Lähmung nicht wieder erholten. Die Muskeln wurden schliefslich starr, und die Starre ging in Fäulnis über. Die aufser Zirkulation gesetzten Warmblütermuskeln boten also das Bild absterbender.

Haller erwähnt weiter, dafs auch Unterbindung der Venen zwar nicht allemal, aber doch oft das gleiche Resultat gäbe.

Stenson und Haller nehmen daher als Ursache der Lähmung das Absterben der Muskeln an.

Longet[4]) erhielt den gleichen Erfolg bei Hunden und findet, dafs nach Unterbindung der Aorta die willkürlichen Bewegungen etwa $1/4$ Stunde, die direkte Reizbarkeit des Muskels etwa 2 Stunden nach der Unterbindung verschwinden.

---

1) Die vorliegende Untersuchung ist schon im Anfang des Jahres 1895 ausgeführt und vollendet und die Abhandlung geschrieben gewesen; es hat sich aber durch äufsere Umstände ihre Publikation so lange verzögert. Da die Resultate derselben immerhin noch von Interesse sind, werden sie hiermit in ihrem alten, zum Teil veralteten Gewande der Veröffentlichung übergeben. C. V.

2) Elementa Physiologiae. Lausannae 1762. Tom IV, Liber 11, Sect. 3, § 19, p. 544.

3) Stenson, Elementorum myologiae specimen. Flor. 1667.

4) Comptes rendus XIII, 1841.

Brown-Séquard[1]) bestätigte diese Angaben und zeigte des weiteren, dafs Muskeln, die bereits die direkte und indirekte Erregbarkeit verloren haben, nach ihm sogar schon totenstarr waren, durch den Blutstrom wieder zu physiologischer Tätigkeit neu belebt werden können.

Fast zu gleicher Zeit machte Stannius[2]) ähnliche Versuche, verbesserte die Methoden des Versuches am Kaninchen, lehrte die Kollateralen von seiten der Art. epigastrica vermeiden und fand im wesentlichen nach Anlegung einer Ligatur um die Aorta dicht unter dem Abgang der Nierenarterien dasselbe wie Brown-Séquard. Beide Forscher konstatierten, dafs zuerst die willkürliche, dann die indirekte, dann die direkte Erregbarkeit der Muskeln verschwinden und in umgekehrter Folge wiederkehren, wenn von neuem das Blut durch die Muskeln strömt. Nach Stannius vermag das Tier wenige Minuten nach der Unterbindung die Hinterbeine nicht mehr mit Willen zu bewegen, die indirekte Erregbarkeit der Muskeln erlischt aber erst nach 1 Stunde, die direkte erst nach 4—5 Stunden.

Schiff[3]) sah beim Kaninchen die willkürliche Bewegung unmittelbar nach der Ligatur der Aorta erlöschen, beim Hunde kann es bis zu 10 Minuten anwähren, wenn er sich sehr ruhig verhält, aber eine stärkere Muskelbewegung bringt die Erschlaffung augenblicklich hervor. Zugleich erlischt auch die Empfindung in den Hinterbeinen.

Da nach diesen Erfahrungen der Nerv und der Muskel trotz Aufhören der willkürlichen Bewegungen noch einige Zeit erregbar sind, so dachte man sich, dafs die Störung der Zirkulation des Blutes zunächst die vom Willen ausgegangene Erregung des Nerven aufhebt, oder mit anderen Worten, dafs die Erregung durch den Willen zu schwach wirkt, um den weniger erregbar gewordenen Nerven in Erregung zu versetzen.

Dagegen zeigte Julius Schiffer[4]) in einer im Laboratorium von Du Bois-Reymond entstandenen und unter Leitung von

1) Comptes rendus 1851, XXXII, p. 855 u. 897.
2) Archiv f. physiol. Heilkunde 1852, XI, S. 1.
3) Lehrbuch der Physiologie des Menschen 1858, S. 102.
4) Zentralbl. f. d. med. Wiss. 1869, Nr. 37, S. 579 u. Nr. 38, S. 595.

Rosenthal ausgeführten bemerkenswerten Arbeit, dafs der Versuch bei Beobachtung gewisser Kautelen ein vom früheren verschiedenes Resultat liefert. Bei der Unterbindung der Bauchaorta des Kaninchens tritt in der Tat fast momentan eine Lähmung der hinteren Gliedmafsen für willkürliche Bewegung ein, während die Nervenstämme und die Muskeln noch erregbar sind; es kann demnach die anfängliche plötzliche Lähmung nur auf einer Veränderung der Nervenzentralorgane im Lendenmark beruhen. Wenn Schiffer nach Unterbindung der Bauchaorta den blofsgelegten Nerv. ischiadicus reizte, dann blieben die Schmerzensäufserungen des Tieres aus zugleich mit der Beweglichkeit der Hinterbeine durch den Willen, eben wegen der Lähmung im Lendenmark, während ohne Unterbindung der Aorta nach Durchschneidung des Nerv. ischiadicus und Abschneidung der Blutzufuhr zum Nerven durch möglichste Isolierung desselben die Reizung des zentralen Rumpfs noch längere Zeit Schmerzensäufserungen hervorruft. Unterband er die Aorta aber dicht über der Teilungsstelle der beiden Iliacae, so dafs das Rückenmark noch mit Blut versorgt wird, dann blieb der momentane Erfolg des Stensonschen Versuches aus, und das Tier bewegte noch bis zu 1 Stunde seine Hinterbeine willkürlich; hören die willkürlichen Bewegungen auf, dann sind auch die Nervenstämme elektrisch nicht mehr reizbar. Schiffer erklärt daher den Stensonschen Versuch dadurch, dafs die Nervenzentralorgane durch die Anämie fast momentan gelähmt werden, während die Nervenstämme nicht so abhängig von der Blutzufuhr sind, weil sie in sich noch eine gewisse Menge Ernährungsmaterial enthalten, auf Kosten dessen sie noch eine Zeitlang (bis zu 1 Stunde) leben können. Daher kommt es auch, dafs nach Unterbindung der Art. iliaca beim Kaninchen das betreffende Bein nicht gleich gelähmt ist, sondern noch mit Willen bewegt wird, bis nach einigen Stunden der Nerv nicht mehr leitungsfähig ist.

Ganz anders wie beim Warmblüter verläuft nun der Stensonsche Versuch beim Frosch. Die Differenzen scheinen nicht in dem Grade das Interesse der Physiologen erregt zu haben, als sie es verdienen. Es ist zuerst von Stilling gezeigt worden,

dafs Frösche nach Unterdrückung der Gesamtzirkulation durch Unterbindung des Herzens noch mehrere Stunden umherhüpfen können. Nach Schiff[1]), der diese Erscheinungen am Frosch bis jetzt am genauesten beobachtet hat, ist die Angabe von Stilling vollkommen richtig, wenn die Tiere sich selbst überlassen sind und nur einzelne Sprünge machen. »Jagt man sie hingegen,« so berichtet Schiff, »rasch im Zimmer umher, so werden die Sprünge sehr schnell schwach und kraftlos, sie fallen mit ausgestreckten Hinterbeinen auf den Boden, die sie dann langsam anziehen, und bald können sie gar nicht mehr hüpfen; wenn man ihnen in diesem Zustande Zeit und Ruhe zur Erholung gönnt, so werden sie zwar wieder kräftiger, aber wenn man sie mit Fröschen vergleicht, denen das Herz ebenso lang unterbunden ist, die aber nicht ermüdet werden, so zeigen sich die ersteren stets matter und viel kraftloser. Die Bewegung hat also auch hier den noch vorhandenen Kraftvorrat rasch aufgezehrt; aber da das Herz nur unterbunden war und das Blut in den Körperteilen, wenn auch ohne stete Erneuerung, doch selbst im stockenden Zustande der Ernährung noch mangelhaft dienen konnte, so war noch eine unvollkommene Erholung möglich. Hat man aber das Herz ausgeschnitten und durch Streichen fast alles Blut aus dem Körper entfernt, so ist nach kräftigen Bewegungen die motorische Tätigkeit des Nervensystems dauernd gebrochen.«

Verschiedene, diese Angaben von Schiff betreffende Punkte, welche durch die bisherigen Experimente noch keine eindeutige Auslegung erfahren haben, hat der Verfasser auf Anregung des Herrn Prof. Voit, der seit vielen Jahren die Schiffschen Versuche in seiner Vorlesung vorzeigt, durch erneute Versuche zu entscheiden versucht. Es ist I. noch nicht festgestellt, wie lange sich das Wechselspiel zwischen Ermüdung und Erholung beim Frosch fortsetzen läfst; ob also die Fähigkeit der blutzirkulationslosen Muskeln, sich zu erholen, nach einer Anzahl von Bewegungen verloren gehe, oder ob dieselbe in infinitum fortbestehe.

---

1) Lehrb. d. Physiol. d. Menschen 1858, S. 103.

Es besteht ferner II. keine Übereinstimmung in den Angaben über die Folgen der Unterbindung aller venösen Abflüsse bei den Kaltblütern.

Im Anschlufs daran werde ich III. die Frage behandeln, ob ein Unterschied bestehe im Verhalten der nur blutzirkulationslosen, sonst aber mit dem übrigen Körper in intakter Verbindung stehenden Muskeln gegenüber den vollständig vom übrigen Tier losgetrennten.

Weiterhin liegen IV. keine systematischen Versuche am Frosch darüber vor, ob der eingetretenen Lähmung für den Willen eine Veränderung der Erregbarkeit des Muskels für andere, besonders für indirekte elektrische Reize vom Nerven aus entspreche. Endlich bestehen V. Meinungsverschiedenheiten über das Zustandekommen der Erholung.

I. Ermüdung und Erholung nach Unterbindung der Gefäfse beim Frosch.

Meine ersten Versuche bestanden darin, dafs bei Fröschen die Aorta abdominalis dicht über der Teilungsstelle zu den beiden Iliacae communes unterbunden wurde. Man findet die Arterie am leichtesten, wenn man ungefähr über der Mitte des Steifsbeines einen zentimeterlangen Schnitt durch die Haut gerade auf dasselbe und in der Richtung desselben macht, die Muskeln dicht am Steifsbein ablöst und mit einem stumpfen Haken das Gefäfs aus der Wunde emporhebt. Je nachdem man etwas weiter nach oben oder unten geht, findet man die Bauchaorta oder eine der Iliacae communes.

Um eine gute Kontrolle zwischen blutzirkulationslosen und normalen Extremitäten zu haben, wurden bei anderen Fröschen nur die rechten oder linken Arteriae iliacae communes unterbunden, dicht unterhalb der Gabelungsstelle.

Die Frösche zeigen unmittelbar nach der Unterbindung der Aorta nichts, was sie von normalen unterschiede; sie bewegen anfangs die von der Blutzufuhr abgeschnittenen Beine ebensogut wie normale Tiere ihre im Kreislauf befindlichen. Läfst man das Tier aber einige Zeit herumhüpfen und jagt man es umher,

so tritt allmählich eine Ermüdung der aufser Zirkulation befindlichen Extremitäten ein; schliefslich sind die Hinterbeine in gestreckter Lage und das Tier liegt bewegungslos da. In diesem Zustande der Erschlaffung scheinen die betreffenden Extremitäten auch gefühllos zu sein, wenigstens reagiert das Tier dann nicht auf Mifshandlung derselben. Das Eintreten der Lähmung wird beschleunigt, wenn man die Beine des schon müden Tieres streckt, bis dieselben nicht mehr willkürlich gebeugt werden.

Nachdem das Tier einige Augenblicke in diesem gelähmten Zustande verharrt hat, beugt es die gestreckten Hinterbeine wieder, die man aber dann durch einige Streckungen abermals in den gelähmten Zustand überführen kann. Je längere Zeit die Ruhe währt, desto länger dauert es, bis durch Bewegungen die Lähmung erfolgt. Nach der Erholung ist in kurzem kein nennenswerter Unterschied von einem normalen Tiere wahrzunehmen. Das Gefühl scheint zu gleicher Zeit mit der willkürlichen Bewegung zu verschwinden und zu kommen.

Es existieren also gewisse Unterschiede zwischen den Warmblütern und den Kaltblütern. — Beim Warmblüter tritt, nach Unterbindung der Bauchaorta dicht unter dem Abgang der Nierenarterien, in kurzer Zeit durch Lähmung des Rückenmarkes Bewegungslosigkeit der Hinterbeine ein, und zwar um so rascher, je mehr Bewegungen das Tier noch macht; aus dieser Lähmung findet keine Erholung statt. Bei Unterbindung dicht ober dem Abgang der Arteria iliacae wird das Rückenmark noch mit Blut versorgt und die Lähmung erfolgt erst später, nach 1—2 Stunden, mit dem Absterben der Nerven. Es wird nicht angegeben, ob in diesem Zustand durch stärkere Bewegungen vorübergehende Lähmung eintreten und daraus Erholung stattfinden kann. Beim Frosch tritt dagegen nach der Unterbindung bei Ruhe des Tieres keine Lähmung auf; Bewegungen bedingen jedoch eine Lähmung, aus welcher in Bälde wieder die Erholung folgt. Beim Frosch findet sich ferner kein Unterschied, ob man die Arteria iliacae unterbindet oder die Aorta dicht über der Teilungsstelle, oder ob man das Herz abbindet, das Tier bleibt beweglich und zeigt die Abwechslung zwischen Ermüdung und Erholung.

Diesen Wechsel zwischen Ermüdung und Erholung kann man mehrmals hervorrufen; ja es wurden die Tiere wochen- und monatelang täglich zwei- bis dreimal durch Umherjagen so weit ermüdet, dafs die blutzirkulationslosen Extremitäten schlaff wurden, und monatelang wurden die Tiere an den betreffenden Gliedmafsen jedesmal nach einiger Zeit wieder so weit erholt, dafs zwischen jenen und normalen Extremitäten kein Unterschied zu sehen war.

Es gelang nicht, die blutzirkulationslosen Extremitäten durch Umherjagen der Tiere dauernd zu schädigen, und es scheint, dafs dies Spiel in gehörigen Zwischenräumen in infinitum bis zum zufälligen Tod der Versuchstiere fortzusetzen möglich ist. Gewisse pathologische Veränderungen wurden jedoch an dem blutzirkulationslosen Beine in späterer Zeit beobachtet. An bestimmten Körperstellen, besonders an der Symphysengegend, erschien regelmäfsig ein Decubitus bei Tieren, denen beide Hinterextremitäten aufser Zirkulation gesetzt waren. Auch die Kniegegend zeigte manchmal diese Erscheinung. Sie trat in beiden Fällen erst eine bis einige Wochen nach der Unterbindung ein.

Ob auch trophische Störungen als Ursache mitwirkend waren, konnte nicht entschieden werden, jedenfalls machte der Ort des Decubitus ein mechanisches Zustandekommen desselben durch Reibung wahrscheinlich.

II. Unterbindung der Venen.

Bei Haller[1]) findet sich folgender, in der Einleitung erwähnter Passus: Addi potest, vel ideo a ligata arteria effectu nihil ad influxum arteriosum non recte concludi, quod etiam venis ligatis, non semper frequenter tamen similis paralysis sequatur. Also auch nach Unterbindung der Venen erfolgt beim Warmblüter, zwar nicht allemal, aber doch oft, eine Lähmung.[2])

1) a. a. O. S. 546.

2) Schiff (a. a. O. S. 103) schreibt: »Die Lähmung der Nerventätigkeit kann nach Unterbindung der Gefäfse um einen freilich nur kleinen Zeitteil verzögert werden, wenn man vor der Unterbrechung des arteriellen Blutlaufes den Rückflufs des Blutes aus den Venen verhindert hat; Kaninchen können dann nach Umschnürung der Aorta noch einige Bewegungen zeigen.«

Es wurde von mir die Ligatur der Venen an Fröschen gemacht, und zwar auf folgende Weise: Längs des einen Darmbeines wird, genau über demselben ein 1 cm langer Hautschnitt gemacht, die Muskeln vom Darmbein stumpf abgelöst; in der Tiefe findet man die Vene, die zur Niere führt. Man hebt jene mit einem stumpfen Häkchen empor und unterbindet unterhalb der Niere. Dann legt man das Tier auf den Rücken, macht über die Symphyse hin einen 1 cm langen Hautschnitt in der Linea alba, in deren Mitte die Symphyse liegt, und löst die beiden M. M. rectos abdominis mit möglichster Erhaltung der Sehnen von der Symphyse los. Die sich verkürzenden Muskeln lassen die Vena mediana mit ihren Teilungen zu den beiden Schenkeln erscheinen, und es ist nun leicht, die betreffenden Venen der gewünschten Seite zu unterbinden. Dann schlingt man die Sehnen der recti an und näht sie an die Symphyse; letzteres, damit nicht Zerrung der Venen der normalen Seite deren venöse Abflüsse verschliefse.

Auch so behandelte Extremitäten sind durch einiges Umherjagen zu ermüden, auch sie erholen sich, ähnlich wie diejenigen, deren Arterie unterbunden war. Doch schien es, dafs venös unterbundene Extremitäten schwerer zu ermüden seien als arteriell unterbundene.

Zum Vergleich wurden einigen Fröschen auf der einen Seite die Arterie, auf der anderen die Venen unterbunden und die Tiere umhergejagt. Es erschlaffte jedesmal diejenige Extremität zuerst, deren Arterie unterbunden war.

Das äufsere Aussehen der venös unterbundenen Extremitäten war cyanotisch und etwas geschwollen, doch wurden nie eigentliche Ödeme beobachtet.

III. Erholung der Muskeln mit und ohne Zusammenhang mit dem übrigen Körper.

Um zu sehen, welche Rolle bei der Erholung blutzirkulationsloser Muskeln der sonst intakte Zusammenhang mit dem übrigen Körper spiele, wurden folgende Versuche im Anschlusse an die Experimente Kühnes[1]) gemacht. Mit Ausnahme des

1) Archiv f. Anat. u. Physiol. 1859, S. 759.

Nerven und des Oberschenkelknochens wurde alles an dem einen Beine doppelt unterbunden und zwischen den Ligaturen durchgeschnitten, so dafs Knochen und Nerv auf etwa $^1/_2$ cm völlig blofs lagen und die einzige Verbindung der betreffenden Extremität mit dem übrigen Körper bildeten.

Die Zirkulation im Knochen kommt für die Muskeln des Unterschenkels nicht in Betracht; es war einerlei, ob man den Knochen intakt liefs oder ein Stück ausschnitt und durch eine Holz- oder Drahtverbindung ersetzte.

Setzte man so operierte Tiere in physiologische Kochsalzlösung, damit der Nerv nicht eintrocknete, so trat nach 2 bis 3 Tagen Starre an den unterhalb gelegenen Muskeln auf; dieselbe löste sich nach 1—$1^1/_2$ Tagen und ging in Fäulnis über. 24 Stunden nach der Operation war jede Fähigkeit der willkürlichen Bewegung verloren. Bei einem solchen Eingriff hat schon Kühne (a. a. O.) bald keine Willkürbewegungen des unterbundenen Beines mehr gesehen; die Muskeln waren nach 2 bis 3 Tagen vollkommen starr.

Nach einfacher Unterbindung der Arteria iliaca beim Frosch währt dagegen die Beweglichkeit des Beines lange Zeit an. Bei der vorher beschriebenen Versuchseinrichtung mit Abbindung des Beines ist ja wohl noch Ernährungsflüssigkeit im Bein vorhanden, aber es fehlt der Austausch der Lymphe des abgebundenen Beines mit der Lymphe des übrigen Körpers.

Ermüdete man die auf obige Weise aufser Verbindung mit dem übrigen Körper gesetzte Extremität durch Umherjagen des Tieres, so kehrte nach einiger Zeit die Fähigkeit willkürlicher Bewegung in geringem Grade wieder, doch liefs sich das Spiel nicht oft wiederholen.

IV. Veränderung der Muskeln nach der Unterbindung für indirekte Reize.

Die Nerven und Muskeln der Hinterbeine des Kaninchens sind, wie gesagt, in der ersten Zeit nach dem Eintreten der Lähmung der Hinterbeine infolge der Unterbindung der Aorta abdominalis noch erregbar.

Es war nun von grofsem Interesse, zu prüfen, ob der vorübergehenden Lähmung für den Willen eine Veränderung der indirekten Erregbarkeit der Muskeln des Frosches entspreche, besonders für elektrische Reize.

Hier möge die Beschreibung der Mefsvorrichtung zur Bestimmung der Reizschwellen Platz finden.

Die Endpole der sekundären Rolle eines Induktionsapparates wurden verbunden mit einer Pohlschen Wippe, die als Stromwender diente. Die beiden ableitenden Klemmen derselben wurden mit einer zweiten Pohlschen Wippe verbunden, deren Kreuz herausgenommen war und die als Stromverteiler zu zwei Elektrodenpaaren diente, so dafs der Strom nach Bedarf entweder nach den rechten oder nach den linken Elektroden, welche die N. N. ischiadici aufnahmen, geleitet werden konnte. Die Elektroden waren je zwei Platinhäkchen, die in gleichen Abständen voneinander, etwa 1 mm, in beide sicher isolierender Fassung angebracht und an Stativen befestigt waren. In diese Häkchenelektroden wurden die Nerven gelegt, so dafs sie etwas von der Unterlage erhoben auf die Strecke von etwa 1 cm nur mit den Elektroden in Berührung waren. Zur Reizung wurde der Öffnungsinduktionsschlag benutzt.

Erzeugt wurde derselbe durch Öffnung des Stromkreises der primären Spirale mit einem Quecksilberschlüssel. Die sorgfältig frei präparierten Nerven waren zentral- wie peripheriewärts in ihrer Kontinuität unversehrt erhalten. Hierbei findet nun allerdings, wie Rosenthal betont hat, nicht nur eine Reizung der intrapolaren Strecke statt; auch abgesehen von der Ausbreitung eines einfachen Elektrotonus ist ja durch die extrapolaren Nervenstrecken im Verein mit der Masse des Oberschenkels ein Nebenschlufs gegeben. Ferner sind bei dieser Anordnung unipolare Wirkungen nicht ausgeschlossen. Doch sind die erwähnten Umstände für unsere Versuche nicht störend, da die Verhältnisse auf beiden Seiten gleich waren.

Ich spreche hier und im folgenden kurz von Reizschwelle des Nerv. ischiadicus, während es richtiger heifsen müfste des Musculus gastrocnemius bei indirekter Reizung. Ich lasse es

daher zunächst auch völlig unentschieden, ob der Nerv, die Nervenendplatte oder der Muskel hier im wesentlichen in Frage kommen.

Auf die beschriebene Weise wurden zuerst die Reizschwellen der beiden N. N. ischiadici bestimmt, vor und direkt nach der Unterbindung der Arteria iliaca der einen Seite, bevor in letzterer eine vorübergehende Lähmung durch Bewegung stattgefunden hatte.

Es zeigte sich dabei kein eindeutiger Unterschied vor und nach der Unterbindung ohne Ermüdung an den beiden Beinen; manchmal war die eine, manchmal die andere Seite reizbarer, manchmal beide einander annähernd gleich, Erscheinungen, die sich bei Tieren mit intakter Zirkulation auch zeigen; ob die Ursache dieser Schwankungen in geringen Läsionen der Nerven bestand, oder was sonst ihr Grund war, läfst sich hier nicht entscheiden. Auch an dem einen unterbundenen Bein zeigte sich vor und nach der Unterbindung ohne vorausgegangene Ermüdung kein konstanter Unterschied in der Erregbarkeit.

Nun wurden die Tiere in den folgenden Versuchen so lange umhergejagt, bis die Extremität, deren Arterie unterbunden war, schlaff und für den Willen reaktionslos wurde. Hier zeigte sich dasselbe Resultat wie oben, keine konstant eindeutige Differenz der Schwellenwerte an dem unterbundenen Bein vor und während und nach der Ermüdung durch Umherjagen.

Es war also nicht möglich, durch die elektrische Messung eine geringere Erregbarkeit des unterbundenen, für den Willen gelähmten Beines darzutun und für die Erklärung der Ermüdung der Tiere durch das Umherjagen zu verwerten.

Ich versuchte nun die Ermüdung künstlich weiter zu treiben, als es durch Umherjagen möglich war, durch starke und stärkste Tetanisation des ganzen Tieres nach einer Methode, die bereits J. Ranke angewandt hat.[1])

Der Frosch wurde auf einem Brett fixiert, in das in querer Richtung eine tiefe Rinne eingekerbt war; dieselbe hatte eine Auskleidung von zwei Glasplatten zur besseren Isolation. Über diese Rinne wurde das Versuchstier so befestigt, dafs ein durch

1) Archiv f. Anat. u. Physiol. 1863, S. 422.

die Nase gestofsener Kupferhaken und zwei über die Füfse der hinteren Extremitäten gespannte Gummizüge das Tier festhielten. Diese Gummizüge drückten beide Füfse auf einen Zinkstreifen, der mit dem einen, der genannte Kupferhaken mit dem andern Pol eines Induktionsapparates in Verbindung stand, so dafs die Ströme das ganze Tier durchsetzten. Der Einfachheit halber sei für die so durch das Tier geleiteten Ströme der Name Ermüdungsströme gewählt, im Gegensatz zu den auf die oben beschriebene Weise an die Nerven applizierten Mefsströmen. Geöffnet und geschlossen wurde der Ermüdungsstromkreis durch ein Metronom, aufserdem durch einen Du Bois-Reymondschen Schlüssel. Es gelang auf diese Weise leicht, die stärkere Ermüdung und die geringere Erregbarkeit der unterbundenen Seite nach der Tetanisation durch die Reizung vom Nerven aus nachzuweisen, zu messen und die Ermüdung sowie die Erholung und die in Frage kommenden Zeiten und Reizschwellen sowie die denselben entsprechende Zahl von Tetani in Zahlen auszudrücken.

Der Einfachheit und Übersichtlichkeit halber wurden aus den gemessenen Werten Kurven konstruiert. Die Abszissen bedeuten gleiche Zeiten, während derer entweder abwechselnd tetanisiert und die Erregbarkeit gemessen oder die Erholung erwartet und abersmals die Erregbarkeit gemessen wurde. Jedesmal geschah die Tetanisation durch eine bestimmte Anzahl (20, 10, 5) Schläge des Metronoms, wonach die Tetanisation wieder ausgesetzt und die Erregbarkeit gemessen wurde.

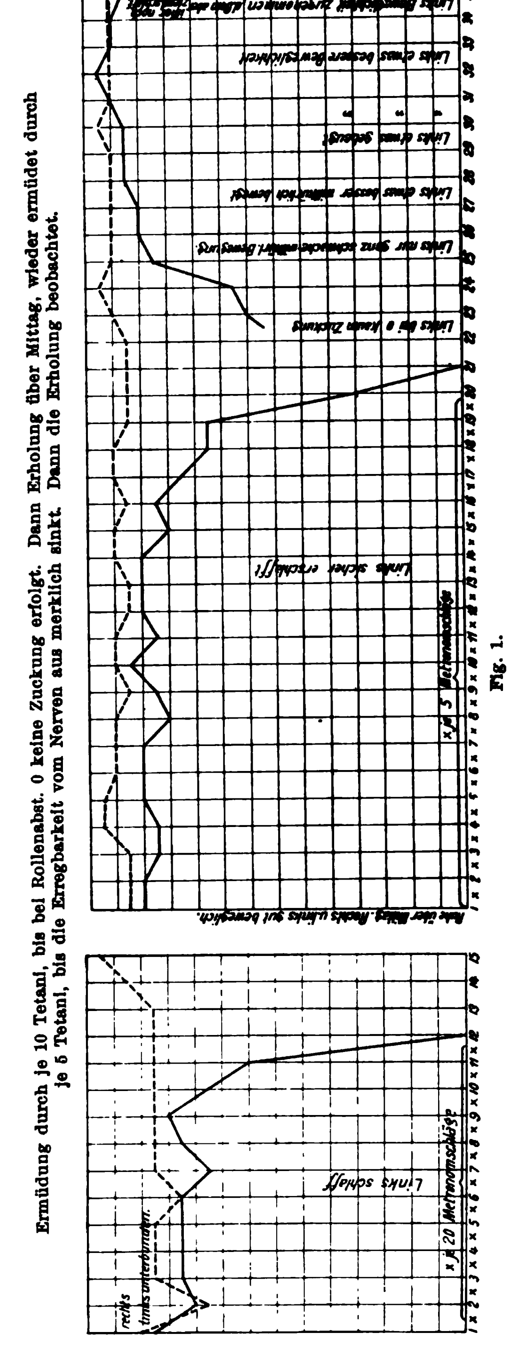
Selbstverständlich wurde auch in den Kurven der Zeitpunkt angegeben, wann die Fähigkeit der willkürlichen Bewegung verloren ging.

Die Ordinaten bedeuten die jeweiligen Schwellenwerte der Nerven, gemessen an Entfernungen am Schlitteninduktionsapparat.

Es mögen hier einige der so erhaltenen Kurven abgebildet und beschrieben werden.

Nr. 1. Es wurde die linke Arteria iliaca unterbunden, die beiden N. N. ischiadici freigelegt, das Tier auf dem oben be-

schriebenen Brett fixiert und zuerst nach je 20 Ermüdungstetani auf die Reizschwelle der Nerven geprüft. Nachdem die Erregbarkeit der blutzirkulationslosen linken Seite auf 0 gekommen, wurden dem Tier einige Stunden der Erholung gelassen, es dann durch je 5 Tetani ermüdet und dann die Erholung in gleichen Zeiten beobachtet. In dieser sowohl, als in allen anderen Kurven zeigte sich anfangs kein konstant eindeutiger Unterschied zwischen rechts und links, auch nicht zu der Zeit, wann die Erschlaffung für den Willen eintritt, so dafs sich der Zeitpunkt der Unbeweglichkeit durch den Willen nicht deutlich in der Kurve der Erregbarkeit durch Nervenreize ausprägt. Erst nach einiger Zeit erfolgt die Abnahme der Erregbarkeit im unterbundenen Bein, angezeigt durch den starken Abfall der Kurve, während im nicht unterbundenen Bein die Erregbarkeit sich noch erhielt.



Ermüdung durch je 10 Tetani, bis bei Rollenabst. 0 keine Zuckung erfolgt. Dann Erholung über Mittag, wieder ermüdet durch je 5 Tetani, bis die Erregbarkeit vom Nerven aus merklich sinkt. Dann die Erholung beobachtet.

Fig. 1.

Wie die Reaktionslosigkeit für den elektrischen Reiz vom Nerven aus später eintritt als die Unfähigkeit willkürlicher Bewegung, so kehrt bei der Erholung umgekehrt die Reaktion auf indirekte elektrische Reize früher wieder als die Willensherrschaft.

Bei dieser und allen anderen Kurven finden sich Schwankungen in den Schwellenwerten, die wohl teils in Ungenauigkeit

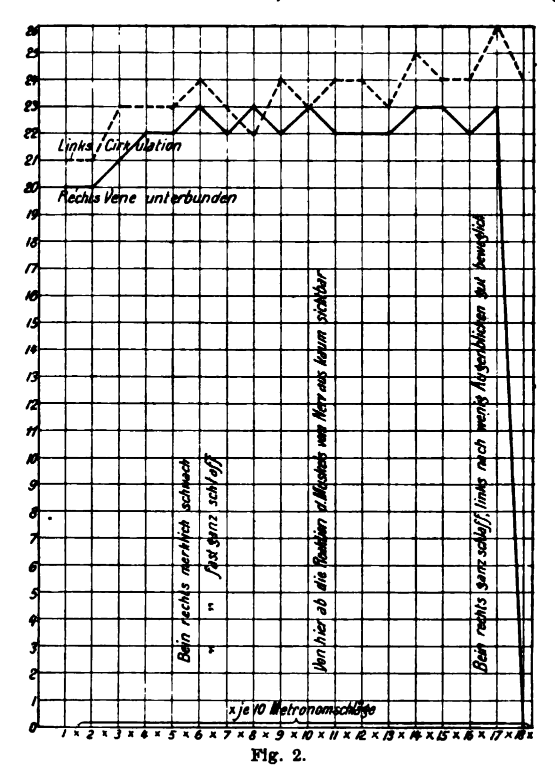


Fig. 2.

der Messungen beruhten, teils auch im Sinne der **Tiegel**schen Untersuchungen zu erklären sein dürften.[1])

Keinesfalls ist aber der ziemlich steile Abfall der Kurven auf der blutzirkulationslosen Seite und deren endliche Reaktionslosigkeit durch Versuchsfehler bedingt, und dieses ist das für uns wesentlichste Ergebnis der Versuche.

Nr. 2. Ebenso wie bei den eben beschriebenen Versuchen Nr. 1 wurden auch hier bei einigen Tieren auf der einen Seite

1) Berichte d. Sächs. Ges. d. Wiss., math.-physik. Kl., 1875, S. 113.

die Venen, auf der anderen die Arterie unterbunden oder intakte Zirkulation mit venöser Stase verglichen und sonst wie vorher verfahren.

Letztere Beobachtung liefert Kurve 2. Es ist hierbei zu bemerken, dafs die Reizreaktion der rechten Seite (mit unterbundener

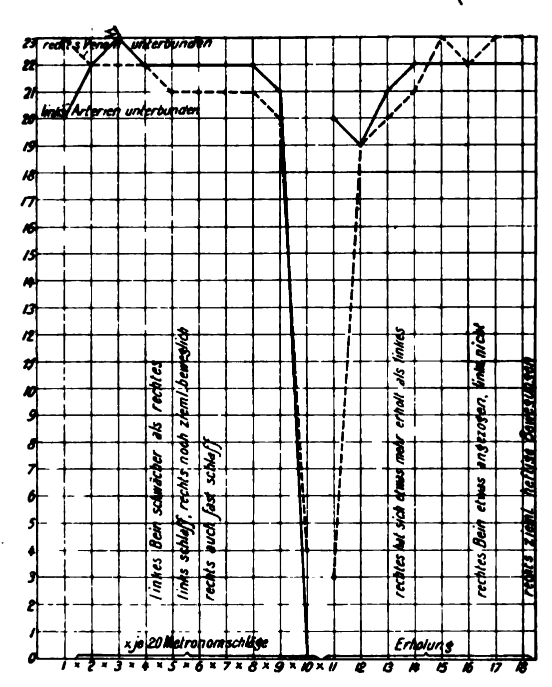


Fig. 3.
Rechts die Venen, links die Arterie unterbunden. Dann Tetanisation bis zur Ermüdung, dann Erholung; über Mittag ist das Tier tot.

Vene) schon einige Intervalle vor dem gänzlichen Verschwinden der nervösen Erregbarkeit eine kaum sichtbare war, doch geschah diese minimale Reaktion bei sehr kleinen Schwellenwerten. Eine dieser ähnliche Erscheinung konstatierten auch C. Ludwig und Alex. Schmidt[1]) beim Warmblüter. Kurze Zeit darauf folgte mit dem Erlöschen der Erregbarkeit ein fast plötzlicher Abfall der Kurve.

Nr. 3 ist eine Vergleichung nach Unterbindung der Arterie links und der Venen rechts.

1) Ber. d. Sächs. Ges. d. Wiss., math.-physik. Kl., 1868, S. 35.

Links mit unterbundener Arterie erschlaffte früher für den Willen und früher für indirekte Reize und erholte sich wieder, während das rechte Bein mit unterbundenen Venen während des Versuches nicht reizlos wurde.

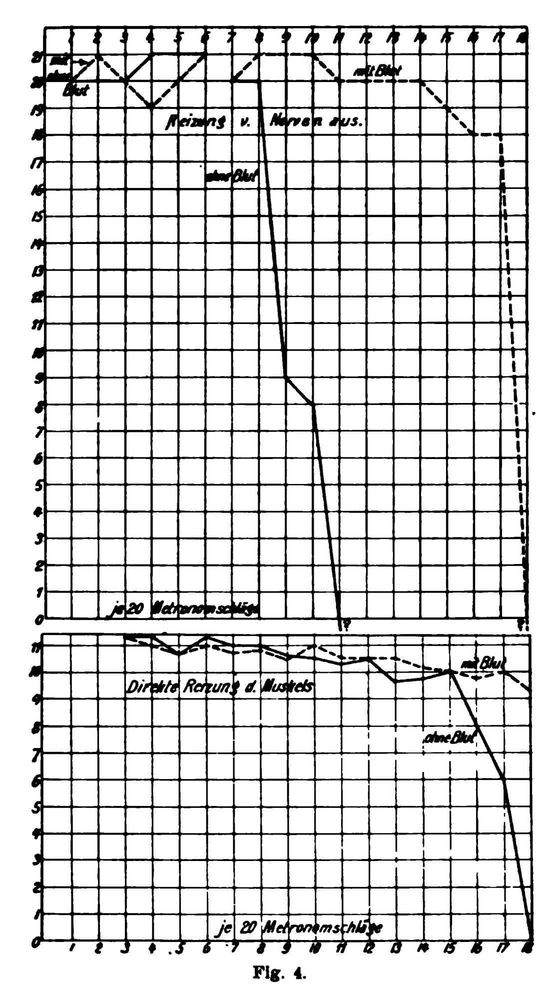


Fig. 4.

Nr. 4. Es war endlich von Interesse, auch die direkte Reizbarkeit der Muskeln zu prüfen. Zu diesen Messungen wurde die Ermüdungsstromquelle zugleich benutzt, indem zuerst mit ziemlich starken, durch den ganzen Körper geschickten Strömen (kleiner Rollenabstand) ermüdet und dann der gröſste Abstand,

bei dem noch Zuckung erfolgte, aufgesucht wurde; es geschah dann daneben noch die Prüfung der Erregbarkeit vom Nerven aus durch einen zweiten Induktionsapparat. Es sind sonach die beiden Kurvenpaare nicht ohne weiteres miteinander vergleichbar, da die indirekte und direkte Erregbarkeit mit verschiedenen Induktionsapparaten gemessen wurde.

Es zeigte sich hierbei die bekannte Erscheinung, dafs die direkte Erregbarkeit des ermüdenden Muskels die indirekte überdauert, weiter, dafs auch der mit Zirkulation versehene Muskel endlich für indirekte Reize ermüdet.

Das hauptsächlichste Resultat dieser Versuche ist, dafs das unterbundene zirkulationslose Bein durch den Tetanus oder die starke Tätigkeit früher erschöpft wird als dasjenige Bein, in dem das Blut noch zirkuliert.

Man könnte glauben, dafs die früheren Untersuchungen von F. J. Ettinger und Joh. Ranke sich mit den gleichen Fragen wie die meinigen befafst haben; die Fragen waren jedoch dabei andere. Bei meinen Versuchen wird das Bein mit unterbundenen Gefäfsen mit dem Bein mit normalem Kreislauf verglichen.

F. J. Ettinger[1]) hat im Jahre 1860 unter Harlefs' Leitung Versuche über die Relation zwischen Blut und Erregbarkeit der Muskeln angestellt; die Muskeln, aus denen das Blut entfernt worden war, zeigten zumeist nach 24 Stunden eine gröfsere Erregbarkeit als die Muskeln des Beines mit unterbundenen Blutgefäfsen; nach 48 Stunden ist der anämische Schenkel schon totenstarr, während der bluthaltige Schenkel noch zuckungsfähig ist. Ebenso ist es beim Vergleich des anämischen Schenkels mit dem mit normalem Kreislaufe. Er erklärt die gröfsere Erregbarkeit des blutleeren Muskels dadurch, dafs bei ihm die entstehende Säure nicht neutralisiert wird, was in dem Bein mit unterbundenen Gefäfsen oder bei normaler Zirkulation durch das alkalische Blut geschieht.

Bei den Versuchen von J. Ranke[2]) über die chemischen Bedingungen der Ermüdung des Muskels wurden die Muskeln der

1) Relationen zwischen Blut und Erregbarkeit der Muskeln. Nürnberg bei Sebald.

2) du Bois' Archiv 1863, S. 422.

beiden Hinterbeine des Frosches durch Induktionsschläge ermüdet und beim Ablassen des Blutes wieder Erregbarkeit gefunden. Er glaubt, dafs die ermüdenden Zersetzungsprodukte, z. B. Milchsäure etc., sich im Blute anhäufen und dann durch die Verblutung weggeschafft werden. Wie Ettinger findet er, dafs der blutreiche Schenkel nach Abbindung der Blutgefäfse länger erregbar bleibt wie der blofs durch Ausstreifen des Blutes blutleer gemachte.

V. Wie kommt beim Frosch die Erholung nach der Lähmung der unterbundenen Extremität durch Bewegung zustande?

Es lag jetzt noch die Frage vor, wie die Erholung des ermüdeten, zirkulationslosen Muskels beim Frosche zustande komme.

Bei dem Säugetier findet eine solche Erholung nicht statt; es ist also bei dem Frosch nach der Abbindung der Blutgefäfse noch Material in dem Bein vorhanden, in den Nerven und Muskeln und deren Umgebung, auf Kosten dessen das Bein Monate lebt und sich erholt, während beim Säugetier, dessen Teile viel abhängiger von der beständigen Blutzufuhr sind und deshalb viel rascher absterben, nicht genügend Material zur Erholung sich vorfindet. Bei dem Säugetier ist darum nach der Unterbindung der Blutgefäfse die Willkürbewegung in kürzester Zeit aufgehoben und in einigen Stunden der Nerv und Muskel abgestorben und nicht mehr reizbar. Bei dem Frosch dagegen ist die Willkürbewegung noch monatelang vorhanden, die Muskelbewegungen bringen nur eine vorübergehende Lähmung zustande, aus der baldigst wieder Erholung eintritt.

Man könnte sich denken, dafs in den Nerven und Muskeln des Frosches, abgesehen von dem Blute in den Blutgefäfsen, noch genügend Ernährungsmaterial stecke. Dies ist aber nicht in genügender Quantität vorhanden, um die monatelange Andauer des Lebens und die fortwährende Erholung des Beines mit unterbundenen Blutgefäfsen zu erklären. Herausgeschnittene Nerv-Muskelpräparate bleiben zwar eine gewisse Zeit lang lebendig und leistungsfähig und erholen sich auch von der Ermüdung, aber dies währt nicht so lange fort wie bei meinen Versuchen.

Man könnte daher meinen, das in den Nerven und Muskeln durch die Unterbindung der Gefäfse zurückbleibende ruhende Blut liefere noch längere Zeit Material, während beim Ausschneiden des Nerv-Muskelpräparates der gröfste Teil dieses Blutes verloren geht. Schiff scheint nach dem S. 66 dieser Abhandlung mitgeteilten Passus diese Auffassung zu haben; denn er berichtet, dafs, wenn das Blut durch Ausschneiden des Herzens und Streichen aus dem Körper möglichst entfernt, nach kräftigen Bewegungen die motorische Tätigkeit des Nervensystems dauernd gebrochen ist. Ebenso zeigte sich bei den vorher erwähnten Versuchen von Ettinger und J. Ranke, dafs das Bein mit unterbundenen Gefäfsen längere Zeit reizbar bleibt als das Bein, aus dem das Blut durch Streichen oder Ausspritzen entfernt war; letzteres wurde bald totenstarr.

Es kann bei diesen Versuchen sich auch um einen Verlust von Lymphe aus den Nerven und Muskeln handeln, aber es läfst sich wohl kaum von der Hand weisen, dafs das in den Blutgefäfsen der Nerven und Muskeln gestaute Blut bei der Erhaltung der Leistungsfähigkeit und Erholung beteiligt ist.

Aber auch das aufserhalb der Muskeln und Nerven im abgebundenen Bein enthaltene Blut oder die umgebende Lymphe können bei diesen Vorgängen mitwirken.

Zunächst könnte man an die Bildung eines Kollateralkreislaufes denken. Nach den Beobachtungen von Schiff bildet sich beim Frosch nach Abbindung der Arterien rasch ein beschränkter Kollateralkreislauf; er sagt[1]: »Der Blutlauf stellt sich beim Frosch nach Unterbindung der Aorta und der epigastrischen Gefäfse aufserordentlich rasch (wie rasch ist nicht angegeben) durch Seitenzweige wieder her, dafs er genügt, die Nervenerregbarkeit zu unterhalten; das Mikroskop zeigt, wie schnell hier die Eröffnung eines Kollateralkreislaufes geschehen kann.« Auch Kölliker[2]) erwähnt einen Kollateralkreislauf bei seinen Versuchen über Kurare und andere Gifte am Frosch.

1) a. a. O. S. 106.

2) Virchows Archiv Bd. 10 S. 1 u. 259.

Aber dieser Kollateralkreislauf stellt sich — so sollte man wenigstens denken — kaum so rasch ein, um die Leistungsfähigkeit und die Erholung alsbald nach der Unterbindung der Aorta abdominalis zu ermöglichen.

Bei der Wiederholung der Versuche von Schiff konnten wir dessen Angaben nicht ganz bestätigen.

Unterbindet man die Arteria iliaca, so sieht man sofort eine beträchtliche Verlangsamung der Blutbewegung in der Schwimmhaut des betreffenden Beines, doch geht dieselbe oft durch den Ausgleich des Blutdruckes in den Arterien und Venen noch stundenlang, allerdings sehr langsam, im früheren Sinne vor sich. Jede Muskelaktion beschleunigt dieselbe um ein geringes auf kurze Zeit, einige Minuten; bald aber, wenn der Druckunterschied zwischen Arterien- und Veneninhalt ausgeglichen ist, stockt die Blutbewegung von Zeit zu Zeit und geht bald im einen, bald im anderen Sinne vor sich, je nach den Bewegungen des Tieres. Dieses Hin- und Herwogen ist noch viele Tage nach der Unterbindung, selbst bei geringen Bewegungen des Tieres, zu sehen; aber stunden- und tagelange Beobachtungen liefsen uns nie das Persistieren einer eindeutigen, länger währenden Zirkulation nach Unterbindung der Arteria iliaca erkennen.

Um noch sicherer zu gehen, wurde in den sonst intakten Kreislauf von Fröschen, deren eine Arteria iliaca unterbunden war, sehr fein angeriebene Tusche gebracht. Wir führten die eigens dazu geschliffene und rauh gefeilte Kanüle einer Pravazspritze in die Vena mediana und banden das eine Ende der Vene zu, in das andere zentralwärts die Kanüle ein und injizierten die Tuschesuspension. Wir vermochten niemals Tuschekörnchen in den betreffenden Schwimmhautgefäfsen des unterbundenen Beines zu finden, während auf der intakten Kontrollseite es sehr gut zu sehen war, wie die Tuschekörnchen zwischen den Blutkörperchen im Blute schwammen.

Die Tuschekörnchen waren viel kleiner als die roten Blutkörperchen und passierten die Kapillaren leicht.

Bald wurden sie von den Leukozyten aufgenommen und fanden sich zuletzt in der Leber, der Nierenrinde, den Lymph-

drüsen des Darmes und anderen Organen abgelagert. Die Hauptmasse schien in der Leber zurückgehalten zu werden.

Auch im Blute des M. gastrocnemius der unterbundenen Seite wurden weder freie Körnchen noch Leukozyten mit eingeschlossenen Tuschekörnchen nachgewiesen. Nach einigen Tagen war natürlich die Tusche aus dem Blute verschwunden und in den Organen abgelagert.

Nebenbei sei noch bemerkt, dafs die Pigmentzellen kurz nach der Unterbindung alle kugelig wurden, d. h. die Ausläufer eingezogen, jedoch nach einiger Zeit wieder denen der anderen normalen Seite gleich wurden.

Tusche, die in das Parenchym des Beines mit unterbundener Arterie injiziert wurde, konnte im übrigen Körper, eingeschlossen in Leukozyten, wiedergefunden werden.

Tusche, in die Lymphsäcke des Rückens injiziert, fand sich im arteriell abgebundenen Bein, in Leukozyten eingeschlossen, wieder vor.

Aus diesen Versuchen scheint hervorzugehen, dafs ein Kollateralkreislauf, wenigstens schon in der allerersten Zeit nach der Unterbindung der Arterien, nicht wahrscheinlich ist, und dafs man also die Erscheinungen beim Frosch gleich nach der Unterbindung aus einer solchen nicht mit Sicherheit ableiten kann. Ganz leugnen möchte ich immerhin nicht, dafs ein Kollateralkreislauf dabei sich einstellt und daraus die willkürliche Beweglichkeit des Beines nach der Unterbindung herrührt und wegen seiner Unvollständigkeit schon durch einige Bewegungen die Ermüdung und die Erholung nach kurzer Ruhezeit eintritt. Indessen scheinen die gleich zu erwähnenden Versuche der ungemein langsamen Aufnahme von Stoffen aus der Haut des unterbundenen Beines ebenfalls gegen einen Kollateralkreislauf zu sprechen.

Man hat deshalb an die Lymphe, welche beim Frosch in so beträchtlicher Menge in den grofsen Lymphsäcken zu Gebote steht, als Nährmaterial gedacht.

Nach der Unterbindung der Arterien hört mit dem Wegfall des Blutdruckes bekanntlich der Hauptmotor für die Lymphe auf, und nur die Hilfskräfte für die Lymphbewegung, die Bewegung

der Muskeln, der negative Druck in der Brusthöhle und im Herzen und beim Frosch die Lymphherzen bedingen noch eine Bewegung der Lymphe. Es könnte jedoch möglicherweise auch die ruhende Lymphe für längere Zeit genügendes Nährmaterial für das abgebundene Bein liefern. Unsere Versuche mit völliger Isolierung des Hinterbeins von dem übrigen Körper, wobei nach 2—3 Tagen das Absterben des Beines eintrat, scheinen zu lehren, dafs ein Austausch oder eine Fortbewegung der Lymphe stattfinden mufs und eine stagnierende Lymphe nicht für längere Zeit das Bein leistungsfähig erhält.

Hierher gehören die Erfahrungen, welche man schon seit langer Zeit über die allerdings sehr verzögerte Resorption von Giften und leicht nachweisbaren Substanzen aus einer Hautwunde des Beines nach Unterbindung der Arterien beim Kaninchen und beim Frosch gemacht hat. Emmert[1]) sah nach Unterbindung der Aorta abd. des Säugetieres Ferrocyankalium von einer Fufswunde aus in den Harn übergehen; es mufste also in die Lymphgefäfse eingetreten sein. Das gleiche fanden am Kaninchen Behr[2]) und Bischoff[3]), welcher zugleich nachwies, dafs das Resultat nicht durch Anastomose der Blutgefäfse zu erklären war. Meder[4]) verfolgte die Verbreitung des Ferrocyankaliums bis zur Unterbindungsstelle bei Kaninchen, und zwar zwischen den Muskeln im Verlauf der Gefäfse; er nahm einen Übergang in die Blutgefäfse durch Anastomose an. Die Verbreitung des Ferrocyankaliums zwischen den Muskeln längs der Gefäfse bis über die Unterbindungsstelle kann man an Kaninchen durch Eisenchlorid leicht nachweisen, und es kann dies wohl nur durch die Lymphgefäfse geschehen. Es geht dies vor allem auch aus den Versuchen von Goltz[5]) an Fröschen hervor, denen er nach Abbindung des Herzens Strychnin in die Wade einspritzte; das Gift drang bis zur Wirbelsäule vor, denn ein normaler mit dieser

1) Meckels Archiv 1815, Bd. 1 S. 178.
2) Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 1 S. 35.
3) Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 4 S. 55 u. Bd. 5 S. 298.
4) Zeitschr. f. rat. Med. 1860, III. R., Bd. 10.
5) Pflügers Archiv 1871, S. 147.

Wirbelsäule gefütterter Frosch bekam Tetanus. Auch Kölliker konstatierte in seinen vorher angeführten Versuchen ebenfalls einen, wenn auch sehr verlangsamten Säfteaustausch unter denselben Bedingungen.

Ich habe aber nun Fröschen in das arteriell unterbundene Bein Strychninlösung injiziert, und zwar meist in das Gewebe des M. gastrocnemius, eine Lösung, welche Kontrolltiere, in gleicher Menge gegeben, sicher unter Krämpfen in einer oder wenig mehr als einer Stunde sterben liefs.

Es wurden möglichst kleine Mengen einer starken (1 proz.) Lösung genommen, um das Ausfliefsen aus der Injektionsöffnung zu vermeiden. Die Vergiftungserscheinungen traten erst in 2—3 Tagen ein.

Alle diese Versuche dürften einen Säfteaustausch zwischen dem blutzirkulationslosen Bein und dem übrigen Körper beweisen, der nicht auf dem Wege der Blutzirkulation oder allein von dieser abhängig vor sich geht, sondern entweder durch einfache Diffusion der Stoffe der Beinlymphe gegen die Stoffe der Lymphe des übrigen Körpers oder durch Bewegung der Lymphe durch die aufser dem Blutdruck noch wirkenden vorher genannten Motoren, durch die Muskelbewegungen, den negativen Druck im Herzen und der Brusthöhle, und durch die Lymphherzen. Die letzteren tragen nicht wesentlich dazu bei, denn das Zerstören des einen oder der beiden Caudallymphherzen bedingte keinen Unterschied im Eintreten der Erholung und der sonstigen Erscheinungen.

Die Lymphe hat beim Frosch eine ganz wesentliche Bedeutung für die Ernährung, sie ist in verhältnismäfsig gröfseren Mengen vorhanden als beim Warmblüter und umspült reichlich die Organe; daher rührt die grofse Unabhängigkeit des Frosches von der Blutzirkulation gegenüber dem Warmblüter. Die Lymphe vermag deshalb bis zu einem gewissen Grade die Blutzirkulation zu ersetzen und die Lebensfunktionen der Nerven und Muskeln zu erhalten. Harlefs[1]) hat schon gezeigt, dafs Muskeln, deren Lymphräume geöffnet sind, rascher ermüden und sich dann

1) Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. zu München 1861, I., S. 43.

schwerer erholen. Die weiten Räume der Lymphe um die Muskeln und die andern Organe beim Frosch sind Vorratskammern, von denen aus rasch die Kraftquelle in das Innere der Nerven und Muskeln gefördert wird.

Ganz die gleichen Erscheinungen wie beim Frosch mit unterbundenen Arterien nimmt man beim Säugetier wahr, dessen Beinarterien so weit verstopft oder verengt sind, dafs nur eine geringe Menge arteriellen Blutes in das Bein gelangt. Solche Fälle hat man beim Pferde wahrgenommen, dessen Aorta abdominalis oder Art. iliaca durch Eingeweidewürmer nahezu versperrt ist: das Tier sieht ganz normal aus, sobald es aber einige Zeit im Trab oder Galopp läuft, sinkt es mit den Hinterbeinen wie gelähmt zusammen; aber bald rafft es sich wieder auf, um bei Bewegung wieder das alte Spiel zu zeigen. Auch das sog. freiwillige Hinken beim Menschen wird auf eine ähnliche Ursache zurückgeführt. Offenbar wird hier zu wenig ernährendes Blut der Extremität zugeführt, so dafs dasselbe durch einige Bewegungen verbraucht ist; das Tier mufs dann wieder warten, bis sich genügend Material angesammelt hat. In ganz der gleichen Weise verhält es sich beim Frosch mit unterbundener Arterie mit der Lymphe.

Über den anaeroben (anoxybiotischen) Abschnitt der intermediären chemischen Prozesse in den Puppen von Calliphora.

Von

Ernst Weinland.

(Aus dem physiologischen Institut zu München.)

Während es eine reichliche Menge sehr niederer Organismen gibt, deren gesamter Lebensprozeſs ohne Sauerstoffaufnahme abläuft, ist unter den höchstdifferenzierten Organismen dieser Weg nirgends betreten. Ein derartiger Prozeſs ist jedoch bei gewissen Würmern (Askaris z. B.)[1]) nachgewiesen, also bei Tieren, die in bezug auf die Höhe der Differenzierung an dieser Stelle dadurch charakterisiert sein mögen, daſs sie Muskeln, Nervensystem und Sinnesapparate besitzen. Diese Tiere zersetzen Glykogen (Dextrose) unter Bildung von Kohlensäure und niederer Fettsäure (in erster Linie Valeriansäure.)

Damit erhebt sich die Frage, ob nicht auch bei noch höher differenzierten Tieren ein derartiger anaerober (anoxybiotischer) Abschnitt deutlich zu erkennen und ev. von dem oxybiotischen abzutrennen sei. Das Vorhandensein eines solchen Abschnittes wurde schon von C. Voit[2]), von

1) Weinland, Zeitschr. f. Biol. 1901, Bd. 42 S. 55.

2) C. Voit, Zeitschr. f. Biol. 1870, Bd. 6 S. 389; 1871, Bd. 7 S. 455, 493; Bd. 8 S. 382.

L. Hermann[1]), sowie von E. Pflüger[2]) auf Grund ihrer Beobachtungen erschlossen.

Ich habe in den letztvergangenen Jahren Versuche angestellt über die chemischen Prozesse, während des Larvenzustandes und der Metamorphose der blauen Fleischfliege.[3]) Die zuerst von mir angestellten Versuche bezogen sich auf das intakte Tier (Puppe), an welchem zunächst eine Grundlage für weitere Fragestellungen gewonnen werden mufste. Darauf machte ich an derselben Tierart in verschiedenen Stadien Versuche über die Vorgänge, die im Brei der Tiere statthaben. Bei Tieren im Stadium der Metamorphose mufste dabei von der Beobachtung ausgegangen werden, dafs bei Callphora der weitaus überwiegende Teil der chemischen Vorgänge in diesem Stadium sich auf die oxydative Zersetzung von Fett bezieht. Die Versuche, die ich mit dem Brei der Puppen angestellt habe, sind zwar noch nicht zu Ende geführt, da sie aber in einer Hinsicht zu einem definitiven Ergebnis geführt haben, so teile ich diesen Teil hier mit. Eine Fortsetzung der Versuche ist während des Winters ausgeschlossen, da ich in dieser Jahreszeit kein Material erhalten kann; die Versuche können daher erst im Sommer wieder aufgenommen werden.

Zur Methodik.

Bei Versuchen, die sich auf die Vorgänge in Gewebsbreien beziehen, ist es das erste Erfordernis, dafs die Frage, ob Bakterien bei dem Zustandekommen des Resultats mitgewirkt haben

1) L. Hermann, Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln. Berlin 1867.

2) E. Pflüger, Pflügers Archiv 1875, Bd. 10 S. 251.

3) Weinland, Zeitschr. f. Biol. 1905, Bd. 47 S. 186. Siehe ferner J. Sosnowski (Bull. de l'académie des sciences de Cracovie. Cl. des sc. math. et nat. Oct. 1902, p. 568—573), dessen Beobachtungen über die Ausscheidung von Kohlensäure durch die Larven und Puppen sowie über Ausscheidung von Ammoniak mir bei Abfassung meiner genannten Mitteilung leider nicht bekannt geworden waren.

Mit Versuchen darüber, ob der Ort der Entstehung des Ammoniaks im Darm oder aufserhalb des Darms zu suchen sei, bin ich zurzeit beschäftigt; ich habe diese Versuche im vergangenen Sommer begonnen, konnte sie jedoch noch nicht zu Ende führen.

können, genau untersucht wird. Die diesbezüglichen Ausführungen[1]), die sich z. B. auf Versuche über glykolytische Prozesse im tierischen Gewebe beziehen, zeigen unter anderem, wie sehr es begründet ist, dieses Moment in erster Linie zu berücksichtigen, und es ergibt sich aus denselben ferner, von welcher Wichtigkeit ein sicherer und zuverlässiger Weg in dieser Hinsicht ist.

Ich habe schon seit längerer Zeit Versuche, die sich auf diese Fragen beziehen, angestellt, dabei ergaben sich mir besonders die folgenden Gesichtspunkte als wichtig für die Beurteilung:

1. Was den Nachweis von Bakterien durch Kulturen betrifft, so ist nur der positive Befund hierbei von unbedingtem Wert. Ein negativer Befund, in welchem Bakterien auf den gewählten Nährböden und unter den eingeführten Bedingungen nicht nachweisbar sind, beweist nicht streng, dafs in dem Ausgangsmaterial ebenfalls keine Bakterien können enthalten gewesen sein. Es bleibt dies vielmehr immer möglich, denn einmal können die in Frage stehenden Bakterien auf dem oder den gewählten Nährböden nicht angegangen sein, sodann ist der Beweis besonders auch dann als nicht völlig sicher geführt anzusehen, wenn erst zum Schlufs eines länger dauernden Versuches abgeimpft wird, denn es können in diesem Fall möglicherweise anfangs vorhandene Bakterien in der Zwischenzeit abgestorben sein.

2. Die Anwendung von antiseptischen Mitteln ist nicht immer möglich aus verschiedenen Gründen. Hier sei zunächst nur ein Punkt erörtert. Durch ein bestimmtes Antiseptikum werden gewisse Prozesse, für welche eben das betreffende Antiseptikum ein »Gift« ist, mehr oder weniger vollständig verhindert. Auf einer solchen Wirkung beruht bei den Bakterien die Wirkung des Antiseptikums. Solche Prozesse spielen sich aber in mehr oder weniger ähnlicher Form auch bei den tierischen Organismen ab und können daher auch z. B. im Organbrei gestört werden.

---

1) Cohnheim, Zeitschr. f. physiol. Chemie 1903, Bd. 39 S. 336; 1904, Bd. 42 S. 401; 1905, Bd. 43 S. 547; 1906, Bd. 47 S. 253. Klaus u. Embden, Hofmeisters Beiträge 1905, Bd. 6 S. 214 u. 343. Vgl. auch die Arbeiten von Stoklasa, Umber u. a.

Ich teile in diesem Zusammenhang einige Versuche mit, die ich über die Wirkung einiger Antiseptika auf die lebende Calliphora im Fliegenstadium gemacht habe:

Toluol: 3. VIII. (22° C.) Lebende Exemplare von Calliphora werden in ein Glasgefäfs mit Toluol (auf Watte, in Gasform im Glas verbreitet) gebracht. Die Tiere waren nach 1—2 Minuten bewegungslos und erholten sich nicht wieder, sondern blieben tot. Auch als die Tiere nach $^1/_2{}'$ herausgenommen wurden, trat der Lebensprozefs nicht mehr ein.

Chloroform: Der Versuch verlief in derselben Weise: nach $^1/_2$—1′ waren die Tiere tot und das Leben trat nicht wieder ein, nachdem sie herausgenommen worden waren.

Trikresol: Einige Exemplare ebenso mit Trikresol zusammengebracht lebten zwar noch einige Zeit — etwa 20 Minuten —, waren aber nach 30 Minuten ebenfalls bewegungslos und das Leben kehrte nicht mehr zurück, als die Tiere herausgenommen wurden.

Die Versuche zeigen, dafs die angewendeten (flüchtigen) Antiseptika den Lebensprozefs der Tiere auf die Dauer unmöglich gemacht haben.

Man kann denken, dafs diese Störung das Nervensystem betreffe, und dafs die chemischen Prozesse der lebenden Zellen im übrigen nicht gestört seien. Es ist nun zwar bis jetzt nichts darüber festgestellt, dafs in den Nervenzellen prinzipiell andere Prozesse ablaufen als in den anderen Zellen, aber gesetzt, dafs dies der Fall sei, so sei der folgende Versuch herangezogen:

Maden- (und Puppen-) Brei zeigt (ausnahmslos) an der Luft sogleich beim Zerreiben im Mörser an seiner Oberfläche eine mehr oder weniger schnell eintretende Bräunung bis Schwarzfärbung. Im Innern des Breies, wo keine Luft bzw. kein Sauerstoff Zutritt hat, tritt diese Färbung nicht ein, schwarze Partien des Breies entfärben sich vielmehr wieder, wenn sie ins Innere des Breies gebracht werden. Dieselbe Erscheinung war auch am Madenbrei zu beobachten, wenn derselbe tagelang unter anaeroben Bedingungen gehalten worden war: Der Brei färbte sich nunmehr, an die Luft gebracht, schwarz (Versuch 20c). Als ich aber zu diesem Brei in Versuch 29 (s. S. 110) Fluornatrium zugesetzt hatte, so dafs der Brei im ganzen ungefähr 1% Fluornatrium enthielt, war an diesem Brei, als er an die Luft gebracht wurde, keine Bräunung mehr zu beobachten. Er ist vielmehr noch heute, nach mehreren Monaten, so farblos wie zu Beginn des Versuches. Ähnlich beobachtete Dewitz[1]), dafs Brei von Fliegenmaden bei Zusatz von Cyankalium in 0,2 proz. Lösung seine Fähigkeit, sich zu verfärben, verliert.

---

1) Dewitz, Engelmanns Archiv 1905, Suppl.-Bd. 401.

Nach diesem bin ich nicht geneigt, die Wirkungen der obengenannten flüchtigen Antiseptika nur auf das Nervensystem zu beziehen, um so mehr, als sie ja auch bei Organismen (Bakterien) sich geltend machen, die ein differenziertes Nervensystem entbehren, soweit dies zurzeit erkannt werden kann.

Es ist vielmehr für eine gröſsere Zahl der Antiseptika der wahrscheinlichere Schluſs, daſs sie wirken, indem sie gewisse »protoplasmatische« Prozesse verhindern.

Des weiteren ist die Frage nach der unbedingten Wirksamkeit der Antiseptika noch nicht sicher entschieden. In einem Gewebsbrei ist z. B. folgender Fall möglich: Die einzelnen Breipartikelchen seien in dem antiseptikumhaltenden Medium suspendiert. Alsdann wird sich in den Partikeln eine Reihe von Zonen annehmen lassen, die von auſsen nach innen abnehmend verschieden stark mit dem Antiseptikum imprägniert sind, bis schlieſslich eine Region da sein kann, in der das Antiseptikum nicht mehr oder nicht mehr genügend konzentriert ist, um unbedingt hemmend zu wirken. Leitet man ferner, um einen andern Fall zu erwähnen, ein Gas (etwa Luft) durch ein Extrakt, das mit einem flüchtigen Antiseptikum versetzt ist (etwa Toluol), so wird durch dieses durchströmende Gas fortwährend Antiseptikum mitgerissen, und es ist nicht selbstverständlich, daſs das Extrakt stets überall mit Toluol gesättigt bleibt. Andere Fälle, wie die Möglichkeit der Entstehung von Verbindungen etc. des Antiseptikums will ich hier nicht erörtern.[1])

Es ist demnach auf diesem Wege ebenfalls, besonders in schwierigeren Fällen, kein sicheres Ergebnis zu erhoffen.[2])

3. In Anbetracht der auſserordentlichen Regelmäſsigkeit, mit der sich die in Frage stehenden Reaktionen bei den

---

1) Ich verweise hier auf die Angaben von R. Kaufmann über die quantitative Beziehung zwischen Keimmenge und Menge des Antiseptikums. Zeitschrift f. phys. Chemie 1903, Bd. 39 S. 434 u. 453.

2) Ähnlich wie Antiseptika können bekanntlich manche Produkte der Autolyse bakterizid wirken. Dies ist bei manchen Versuchen zu beachten, indem die Hemmung einer Fermentwirkung vorgetäuscht sein kann, wo es sich um die Hemmung einer Bakterienentwickelung handelt. Conradi, Hofmeisters Beitr. 1902, Bd. 1 S. 193.

lebenden Organismen abspielen und wiederholen, ist es zu verlangen, daſs dieselben, wenn es erst gelingen sollte, sie zu fassen, auch im Versuch dieselbe Konstanz aufweisen wie z. B. die Wirkung eines Diastase- oder eines Pepsinpräparates. Versuchsreihen, in welchen ohne erkennbare Ursache das Resultat fortwährend schwankt, werden deshalb stets den Verdacht erwecken, daſs ein entscheidender Faktor bei der beobachteten Erscheinung noch unbekannt sei, bzw. daſs die wirkliche Ursache der Erscheinung noch nicht eindeutig bestimmt sei.

4. Da es wahrscheinlich ist, daſs nach der (gröſseren oder geringeren) Zertrümmerung der Struktur keine Vermehrung der wirksamen Fermente mehr eintritt, so ist zunächst für einen derartigen Prozeſs als das Wahrscheinliche zu erwarten, daſs er zu Beginn kräftig einsetzt und mit der Zeit sich abschwächt, bzw. daſs der Prozeſs so geleitet werden kann. Ich möchte jedoch bemerken, daſs diese Folgerung nicht unbedingt gelten kann, denn es ist z. B. an die Möglichkeit zu denken, daſs zu Beginn des Versuches eine Reihe von »intermediären« Prozessen noch ineinander greifen, daſs dies erst allmählich abnimmt bzw. aufhört. In einem solchen Fall kann ein bestimmtes Zwischenprodukt etwa erst von einer bestimmten Stunde ab auftreten, vorher fast völlig oder völlig fehlen (s. S. 121). Nur für das Endprodukt der Prozeſsreihe hätte dann die obige Überlegung Geltung.

5. Es können in vielen Fällen die Art- und Mengenverhältnisse der beobachteten Zersetzungsprodukte oder dritte Erscheinungen bei der Reaktion derartig eigentümliche sein, daſs die Verwechslung mit den Produkten bakterieller Zersetzung verhütet wird.

6. Die Dauer des Versuches ist besonders in zweifelhaften Fällen in Betracht zu ziehen. Je kürzer diese ist, desto günstiger ist dies für die Auffassung, daſs es sich nicht um bakterielle Prozesse handelt, die allmählich von geringer Gröſse ansteigen. Wenn man sich in Erinnerung bringt, daſs die Prozesse allermeist bei höheren Tieren sehr intensive sind, so wird man erwarten dürfen, daſs, falls nur überhaupt ein derartiger

Prozeſs tatsächlich gefaſst ist, auch die Dauer von höchstens einem Tag ev. schon von einigen Stunden eine genügende quantitative Ausbeute liefern muſs.[1])

7. Endlich hat sich noch ein weiteres Mittel ergeben, dem ich ganz besondere Bedeutung zuschreiben möchte für die Entscheidung der aufgeworfenen Frage: Es ist bekannt, daſs es Stoffe gibt, welche für die Bakterien auſserordentlich leicht angreifbar sind, z. B. die Zuckerarten, besonders Dextrose, ferner die gewöhnlichen Disaccharide usw. Auf dieser Erfahrung, daſs Zucker sehr leicht durch Bakterien angegriffen wird, beruht, wie schon bemerkt wurde, das groſse Gewicht, das dem Bakterieneinwand gerade bei glykolytischen Versuchen beigelegt wird. Aus dieser Tatsache ergibt sich nun die Möglichkeit, jeweils — je nach den bestimmten Bedingungen und Aufgaben des Versuches — den einen oder anderen derartigen »bakteriophilen« Stoff zu dem Versuchsgemisch zuzusetzen und am Anfang und Ende des Versuchs eine quantitative Bestimmung desselben auszuführen. Hat der Stoff im Versuch an Menge nicht abgenommen, so kann man, wenn nur der bakteriophile Stoff richtig gewählt war, mit sehr groſser Sicherheit das Nichtmitwirken von Bakterien folgern. Es ist bei dieser Versuchsanordnung den Bakterien während der ganzen Dauer des Versuchs Gelegenheit gegeben, auf die betreffende Substanz einzuwirken; es ist gewissermaſsen die zur Abimpfung von Bakterien zu verwendende Nährlösung während des ganzen Versuchs dem Gewebsgemisch zugesetzt und daraus, daſs sie während des ganzen Versuchs keine nachweisbare (auch keine quantitative) Veränderung erfährt, wird darauf geschlossen, daſs keine wirksamen Bakterien während der ganzen Dauer des Versuchs vorhanden gewesen sind.[2])

---

1) Über eine Methode, die diesem Ziel näher zu kommen ermöglicht (s. S. 95!).

2) Es ist nicht zu übersehen, daſs dieses Verfahren nicht für alle Versuche, die mit dem Bakterieneinwand zu kämpfen haben, unverändert anwendbar ist, denn es gibt z. B. Organismen, die Dextrose nicht zu verbrauchen vermögen: die Nitrit- und die Nitratmikroben greifen Dextrose nicht an. Winogradsky u. Omelianski, zitiert nach Czapek, Biochemie d. Pflanzen 1905, Bd. 2 S. 52.

Man kann das Prinzip dieser Anordnung natürlich auch in mehr oder weniger veränderter Weise anwenden, z. B. am Ende des Versuchs prüfen, ob die normalerweise im frischen Brei vorhandenen Fermente z. B. ein oxydierendes Ferment bei anoxybiotischen Versuchen (siehe später!) im Brei noch vorhanden sind usw.

8. Ein weiteres Moment, dessen Berücksichtigung in manchen Fällen von Wert sein kann, ist die Höhe der Temperatur; bei poikilothermen Tieren ist es oft möglich, die erhöhte Temperatur, die beim homoiothermen Tier für derartige Versuche notwendig ist, zu umgehen, da die betreffenden Prozesse auch bei niedrigerer Temperatur, z. B. bei gewöhnlicher Zimmertemperatur vor sich gehen.

Versuchsanordnung.

Ehe ich die einzelnen Versuchsprotokolle mitteile, will ich über die Versuchsanordnung im allgemeinen das Folgende bemerken:

Die Calliphora wurden in der von mir früher mitgeteilten Weise gezüchtet und meist, doch nicht stets, als Puppen in Verwendung genommen. Dies bot den grofsen Vorteil, dafs die Tiere

1. keinen Darminhalt (im gewöhnlichen Sinne) besafsen bei der Einleitung des Versuches (im Gegensatz zu den Larven!), dafs also diese, oft sehr grofse Fehlerquelle in Wegfall kam.

2. Dafs die Tiere sehr gründlich vor der Verwendung gereinigt werden können. Es ist möglich, ohne das Leben der Tiere zu gefährden, nach mehrmaligem Waschen mit Wasser (ich wiederholte dies meist 6—7mal oder noch öfter, bis das Waschwasser völlig rein abflofs), die Puppen mit einer Sublimatlösung von $^1/_2$% minutenlang (ich liefs dies meist 10—15 Minuten oder länger währen) zu behandeln[1]); nach diesem wusch ich die Puppen mit Alkohol von 96%, 100%, schliefslich mit Äther. Alsdann brachte ich sie zum Trocknen auf Filtrierpapier.

1) Ein Versuch (7.—22. VI.) zeigte, dafs Puppen, die in dieser Weise 7 Minuten lang mit Sublimat behandelt waren, nicht gelitten hatten. Es schlüpften aus denselben am Ende der Puppenzeit normale Fliegen aus.

Die so behandelten Puppen wurden einzeln mit (reiner) Pinzette gefafst und mit der Schere zerschnitten, um solche, die durch Parasiten infiziert waren (was in manchen Kulturen häufig war) oder auch solche, die nicht zur Entwicklung gekommen oder verdorben waren (selten), zu erkennen und auszuscheiden. Alsdann wurde in einer, gewöhnlich bei 160° sterilisierten Reibschale (ohne jeden weiteren Zusatz) ein Brei der Puppen hergestellt und dieser in den für den betreffenden Versuch geeigneten Rezipienten gebracht. Diese Rezipienten wendete ich in der Hauptsache in zwei Formen an:

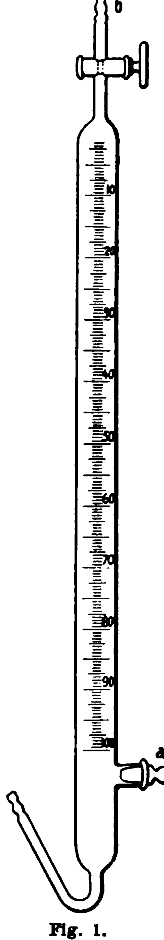


Fig. 1.

1. bei den Versuchen, in denen es die Aufgabe war, Produkte der Vorgänge im ruhenden Brei — diese Versuche wurden stets ohne Zutritt von Sauerstoff, anoxybiotisch (nur zu Beginn der Versuche war jeweils eine gewisse Menge Luft im Brei) ausgeführt — aufzusuchen, wurde ein Rezipient benutzt von der neben abgebideten Form. (Fig. 1). Derselbe war graduiert und faste etwa 100 ccm; sein unteres Ende war verengt und umgebogen und konnte durch einen Schlauch mit einer Quecksilber enthaltenden offenen Röhre verbunden werden; die weitere Öffnung *a* war gewöhnlich mit einem eingeriebenen Glasstöpsel verschlossen und diente zum Einbringen des Breies. Die obere Öffnung *b* war eng, sie diente zur Überleitung ev. gebildeten Gases in Mefsbüretten usw.

Über das Verfahren beim Gebrauch des Rezipienten ist nur hinzuzufügen, dafs nach Einbringen des Breies die Luft in ihrer Hauptmenge auf die Weise aus dem Rezipienten ausgetrieben werden konnte, dafs die mit Quecksilber gefüllte Röhre gehoben wurde; es konnte so leicht der Brei bis zum Beginn des engen Ansatzstückes vorgeschoben werden.

2. Bei zahlreichen Versuchen war es erwünscht bezw. notwendig, den Brei in kontinuierlicher Bewegung zu erhalten,

fortwährend neu zu mischen. Auf die Gründe, welche mich hierzu bestimmten, werde ich später eingehen. Hier sei nur die Form des Rezipienten beschrieben. (Fig. 2.) Der Rezipient bestand aus einem, ebenfalls graduierten Glaszylinder, dessen beide Enden in bestimmter (bei den verschiedenen Rezipienten etwas verschiedener) Weise abgeschlossen waren. Ich will hier nur eine Form beschreiben: der abgebildete Rezipient besitzt drei Hähne, Hahn *a* und *c* sind je am verjüngten Ende angebracht, sie dienen zum Ein- und Ausleiten von Flüssigkeiten und Gasen. Hahn *b* liegt an einer Stelle, an der der Rezipient noch fast seine vollständige Weite besitzt, er hat einen beträchtlichen Durchmesser; dieser Hahn kann herausgenommen werden, die entstehende Öffnung dient dazu, Gewebsbrei einzuführen. Wenn die Hähne dicht sind, kann bei dieser Anordnung der grofse Hahn auch dann nicht herausgetrieben werden, wenn Überdruck im Innern entsteht.



Fig. 2.

Über den Gebrauch dieses Rezipienten sind einige Angaben notwendig. War der Rezipient mit Brei (gewöhnlich wurden 20—40 ccm angewendet) beschickt, so wurde die Olive bei *c* durch einen Gummischlauch mit einer Quecksilber enthaltenden Bürette verbunden; alsdann wurden alle drei Hähne geöffnet und der Brei bis zum Hahn *a* vorgetrieben: es war nun der Rezipient gefüllt mit Brei und Quecksilber, darauf konnte die Olive bei *a* mit einer Mefsbürette, in der sich ein beliebiges, zu verwendendes Gas (Luft, Sauerstoff, sauerstofffreie Luft, Wasserstoff) befand, verbunden und aus dieser eine bestimmte Menge Gas zugesetzt werden (durch Senken der Quecksilberbürette). War die gewünschte Menge Gas, Brei und Quecksilber im Rezipienten enthalten, so wurden die Hähne geschlossen und mit Wachsüberzug versehen. (Die Menge des zugesetzten Gases liefs sich genau mit Hilfe

der Mefsbürette bestimmen). Nunmehr war der Rezipient zum Schüttelversuch vorbereitet und wurde in einer ausgefütterten hölzernen Hülse auf dem Schüttelapparat befestigt. Da die Versuche quantitativ waren, wurde jeweils der Rezipient vor und nach Zusatz des Breies, sowie auch (um die verwendete Quecksilbermenge zu kennen) nach Schlufs der drei Hähne gewogen.

Die Dauer dieser Versuche betrug stets unter 24 Stunden, oft nur 4—5 Stunden.

Beschreibung der Versuche.

Im Sommer 1904 machte ich die Beobachtung, dafs der durch Zerreiben hergestellte Brei der gewaschenen Larven von Calliphora lebhafte chemische Prozesse in sich erkennen läfst.

Während des Zerreibens kommt es, oft schon innerhalb einiger Minuten, zu einer braunschwarzen, ja schliefslich event. ganz schwarzen Färbung[1]) des anfangs weifsen Breies. Bringt man diesen Brei nunmehr in ein Glasgefäfs, so bleibt die dunkle Farbe an der Oberfläche bestehen und nimmt daselbst immer mehr zu, während im Innern die weifse Farbe erhalten bleibt bzw. sich der Brei wieder aufhellt. Bringt man ein Stück der braunen Oberfläche ins Innere des Breies, so wird auch dieses allmählich wieder mehr oder weniger entfärbt.

Wie die Oberfläche wirkt eine Luftblase im Brei: auch diese kleidet sich mit einer braunen Oberfläche aus. Nach längerer Zeit kann jedoch diese braune Färbung wieder weitgehend verschwinden.

Läfst man nunmehr diesen Brei bei Zimmertemperatur in einem Glasgefäfs verschlossen stehen, so zeigt sich bis zum nächsten Tag der Brei reichlich mit Gasblasen durchsetzt, die von weifsem Gewebe umrandet sind, also keinen Sauerstoff erhalten können. Wenn man das Glas öffnet und eine Flamme nährt, so ergibt sich, dafs ein brennbares Gas gebildet worden ist. Ich notiere hier einige Zahlen dieser Vorversuche vom Sommer 1904, die ein ungefähres Bild von denselben geben können.

1) Dewitz, Engelmanns Archiv 1905, Suppl. a. a. O.

Versuch 4. VIII. 04: Maden, die seit einigen Tagen ohne Futter sind, zum Teil schon verpuppt, zum Teil im Begriff sich zu verpuppen.

11 h. Zerrieben. Die Oberfläche des Breies an der Luft ist nach 3 bis 4 Stunden schwarz.

3 h Oberfläche pechschwarz glänzend.

5. VIII. 10 h 30′. Es hat sich im (weifsen) Innern des Breies reichlich Gas gebildet. Das Volumen des Breies im ganzen hat sich vermehrt.

11 h 15′. Der Brei (etwa 10 g) wird in eine Röhre über Quecksilber gebracht; es treten etwa 1—2 ccm Luft mit ein. Jede Luftblase in der Glasröhre bewirkt um sich einen schwarzen Mantel.

3 h. Die schwarzen Hüllen beginnen sich wieder zu entfärben.

6 h. Noch keine Ausdehnung des Breies zu bemerken; von jetzt ab wird jedoch Gas gebildet.

								pro h (Zimmertemp.)
In	den	folgenden	$4^1/_2$	Stunden	wird	gebildet	etwa	1,0 ccm
»	»	»	8	»	»	»	»	0,95 »
»	»	»	4	»	»	»	»	1,0 »
»	»	»	7	»	»	»	»	0,96 »

also im wesentlichen konstante Mengen.

In einem anderen Versuch (Larven, noch keine Puppen; etwa 16 g Brei) betrug der Gaszuwachs pro h (nach Ablauf der ersten 5 h, die durch Luft-(Sauerstoff)-Wirkung [s. S. 120] kompliziert waren), bei Zimmertemperatur am 4. VIII. 04 5 h. In der 1. Stunde etwa 1,5 ccm pro h

In	den	folgenden	$4^1/_2$	Stdn.	»	1,3	»	»	»
»	»	»	8	»	»	0,75	»	»	»
»	»	»	4	»	»	0,6	»	»	»
»	»	»	7	»	»	0,4	»	»	»

Die nächste Aufgabe war es, die Art des beobachteten Gases festzustellen. Zu diesem Zwecke verwendete ich den oben beschriebenen Rezipienten der ersten Form (für Versuche ohne Bewegung). Es zeigte sich, dafs nicht nur die Maden diese Gasentwickelung hervorbrachten, sondern ebenso die Puppen der Tiere. Dieses Material bot, wie schon erwähnt wurde (S. 94) wesentliche Vorteile gegenüber den Maden, die für die Durchführung der Versuche aufserordentlich ins Gewicht fielen. Der zerriebene Brei der Puppen wurde stets sogleich in den Rezipienten gebracht, die Luft möglichst verdrängt, der Brei mit Quecksilber nach unten abgeschlossen und darauf der obere Hahn geschlossen. Um über die Mitwirkung von Bakterien bei diesen (anoxybiotischen) Versuchen unterrichtet zu sein, wurde entweder Zucker (Dextrose) zugesetzt (Versuch 13) und der Zuckergehalt

im Brei zu Beginn und Ende des Versuchs quantitativ nach der Allihnschen Methode bestimmt, nachdem das Eiweifs durch Phosphorwolframsäure ausgefällt war, oder es wurde der im Brei vorhandene Zucker zu diesem Zweck vor und nach dem Versuch bestimmt.

Des Genaueren wurden diese Zuckerbestimmungen jeweils so ausgeführt, dafs der Brei zunächst mehrmals (2—4 mal, siehe die Protokolle!) mit Wasser ausgekocht wurde; der Rückstand wurde dabei je vor dem Auskochen zerrieben. Darauf wurde (in einigen Versuchen) der Rückstand, in dem möglicherweise noch Glykogen in Spuren enthalten sein konnte, mit Kalilauge gelöst und eine Glykogenbestimmung nach Bruecke-Külz angeschlossen. Die wässerigen Extrakte, die die Hauptkohlehydratmenge enthalten mufsten, wurden mit Salzsäure (so dafs die Lösung 1,9 proz. war) im kochenden Wasserbad 3 Std. erhitzt, um event. in dem Extrakt enthaltenes Glykogen (und andere Di- und Polysaccharide) zu invertieren. Die so erhaltene Lösung, welche häufig ein etwas geringeres Volumen einnahm, wurde mit 10% ihres Volums einer Phosphorwolframsäurelösung von 5% versetzt; es bildete sich ein starker Niederschlag; das Filtrat war wasserklar, wenig gelb gefärbt, und wurde zur Bestimmung des Zuckers nach Allihn verwendet.

Die Gasuntersuchung wurde so angestellt, dafs das Gas aus dem Rezipienten zunächst (s. S. 95) mit Quecksilber in eine Mefsbürette übergeführt wurde. Darauf wurde das Gas, um die Menge der event. vorhandenen Kohlensäure zu bestimmen, in eine mit Kalilauge gefüllte Pipette geleitet, und, nachdem die Absorption vollständig war, in die Mefsbürette zurückgeführt. Die Differenz ergab die im Gase enthaltene Menge Kohlensäure. Darauf wurde der Sauerstoff bestimmt, indem das Gas in eine mit pyrogallussaurem Alkali gefüllte Pipette[1]) übergeführt, dort mindestens 3′ geschüttelt und darauf in die Mefsbürette zurückgeleitet wurde. In dem übrig bleibenden Gemenge wurden die brennbaren Gase durch Explosion mit Sauerstoff bestimmt.

1) Hempel, Gasanalytische Methoden. 3. Aufl. 1900, S. 133.

Die daranschließsende Bestimmung des noch vorhandenen Sauerstoffes bewies, dafs es sich stets nur um die Bildung von Wasserstoff, nie um Methan und andere Gase handelte. War sehr wenig Wasserstoff in dem betreffenden Gemisch[1]) enthalten, so wurde eine entsprechende Menge Knallgas zugesetzt, bis die Grenze der vollständigen Verbrennlichkeit des Wasserstoffes erreicht war. Der übrig bleibende Rest von Gas wurde als Stickstoff (herrührend aus Luft) in Rechnung gesetzt.

Ich berichte nun über die einzelnen Versuche, wobei ich bemerke, dafs ich keinen beiseite lasse, damit dem Leser die Möglichkeit bleibt, sich selbst ein Bild von den Versuchen zu verschaffen. Nur diejenigen Abschnitte der Versuche habe ich im folgenden noch nicht mitgeteilt, welche nicht völlig abgeschlossen sind und notwendig des Verständnisses halber in einem anderen Zusammenhang beschrieben werden müssen.

I. Anoxybiotische Versuche.

A. Ruheversuche.

α) Versuche, in denen neben dem Gas (CO_2, H_2) die **Kohlehydrate** zu Beginn und zu Ende des Versuches bestimmt werden.

Versuch 12. 10. VI. 05. Puppen von Calliphora, in den ersten Tagen des Puppenstadiums befindlich, gewaschen (wie gewöhnlich 10′ in Sublimatlösung), zerrieben, Brei bräunt sich an der Luft.

10 h 50′. 10,42 g Brei in den Rezipienten gebracht (mit mindestens 1,3 ccm Luft).

7 h abends. Gas hat im Rezipienten um 0,9 ccm zugenommen.

15. VI. 9 h früh: Gas hat im Rezipienten um 45,5 ccm im ganzen zugenommen.

5 Tage Versuchsdauer.

Vom gebildeten Gas werden 43,4 ccm in die Mefsbürette gebracht; die Analyse ergibt: 27,6 ccm CO_2
13,5 » H_2
2,3 » vermutlich N_2.

Temperatur während des Versuches 19—21° C.

Der Brei im Innern des Rezipienten hat sich wieder etwas entfärbt, ist stark mit Gasblasen durchsetzt; über dem Quecksilber liegen 3,5 ccm

1) Siehe Hempel, a. a. O. S. 158.

Flüssigkeit; die festen Bestandteile sind weiter oben in der Röhre geblieben. Brei und Flüssigkeit reagieren gegen Lackmus sauer, werden mit Wasser in einer Porzellanschale auf dem Wasserbad ausgekocht (2 mal). Die vereinigten Filtrate werden drei Stunden mit Salzsäure (in 1,9 proz. Lösung) auf dem Wasserbade erhitzt, dann nach Fällung mit Phosphorwolframsäure polarimetrisch auf Zucker untersucht. Drehung im 2 dm-Rohr bei insgesamt 100 ccm Lösung $+0{,}014^{\circ}$; es ist somit kein Zucker nachweisbar. Auch die Trommersche Probe ergab ein dauernd negatives Resultat.

Zur Kontrolle wurden 7,61 g des frischen Breies ebenfalls 2 mal mit Wasser ausgekocht, in der gleichen Weise wie oben mit Salzsäure gekocht, mit Phosphorwolframsäure gefällt, darauf wurde im wasserklaren Filtrat der Zucker (zuerst) polarimetrisch bestimmt; das Resultat war dasselbe wie beim Brei des Versuches. Es wurde darauf die Bestimmung nach Allihn ausgeführt. Sie ergab

für 7,61 g Brei 94,8 mg Dextrose, somit
» 10,42 » » 130 » »

Eine weitere Aufschliefsung des Rückstandes mit Kalilauge lieferte bei der Behandlung nach Bruecke-Külz und Fällung des Filtrats mit 2 Vol. Alkohol keine Spur einer Trübung (auch nicht nach einigen Tagen). Es war also kein Glykogen in ihm nachzuweisen.

Dieser (1.) Versuch ergab somit zunächst dasselbe wie die Versuche, die ich im vorhergehenden Sommer mit dem Brei der Maden angestellt hatte: die Bildung eines brennbaren Gases; dasselbe erwies sich als reiner Wasserstoff, daneben fand sich in bedeutender Menge Kohlensäure.

Was die Frage der mitwirkenden Bakterien betrifft, so liefert dieser Versuch nur insoweit einen Anhaltspunkt, als die Puppen (im Gegensatz zu den Maden) in sehr sorgfältiger Weise mit Sublimat etc. gereinigt waren, und trotzdem die Bildung des Gases eingetreten war. (Über einen Vergleich mit der Buttersäuregärung (s. S. 127). Dagegen gab der Versuch keine Auskunft, ob ein bakteriophiler Stoff unverändert geblieben war (s. oben!). Der zu Beginn des Versuches vorhandene Zucker war am Ende desselben nicht mehr aufzufinden. (Die polarimetrische Bestimmung des Zuckers erwies sich für die kleinen in Betracht kommenden Mengen als ungenügend.)

Versuch 13. 16. VI. 05. Puppen (sämtlich aus dem ersten Drittel der Puppenperiode) gewaschen wie gewöhnlich (in Sublimatlösung 12′ lang).

11 h. Die Puppen werden zerrieben mit einer Dextroselösung, die 10,0 g Dextrose (›reinst‹ von Merck) in 30,0 ccm enthält, 4′ lang. Der

Brei färbt sich etwas braun; in dem Brei sind viele Luftblasen, je von einem braunen Hof umschlossen.

11 h 50′. 68,23 g Brei in den Rezipienten gebracht, dabei sind mindestens 25,4 ccm Luft zugemischt; am Brei läfst sich zunächst eine geringe Kontraktion des Volumens (um 0,4 ccm) beobachten, doch schon im Laufe des Nachmittags (4 h) beginnt eine Zunahme des Volumens, die bis zum andern Morgen schon 6,5 ccm beträgt. Das Gas nimmt stark zu.

19. VI. 11 h. Versuch abgebrochen.

3 Tage Versuchsdauer.

Es werden 87,0 ccm Gas in die Mefsbürette übergeführt (im Brei ist aufserdem noch reichlich Gas enthalten, vielleicht 20 ccm). Die Gasanalyse ergibt folgende Zusammensetzung:

40,8	ccm	CO_2
21,4	»	H_2
0	»	O_2
24,8	»	nicht brennbares Gas, vermutlich N_2 aus atmosphärischer Luft.

Es sind also während des Versuches etwa 6 ccm Sauerstoff vom Brei absorbiert worden. (Temperatur während des Versuches 19—20° C.)

Der Brei im Rezipienten reagiert schwach sauer; derselbe wird 6 mal mit Wasser ausgekocht (bis das Filtrat keine Trommersche Probe mehr gibt). Die vereinigten Filtrate werden 3 Stunden auf dem kochenden Wasserbad mit 1,9 proz. Salzsäure erhitzt, darauf mit 10 % Phosphorwolframsäurelösung von 5 % versetzt. Im Filtrat ergibt die Zuckerbestimmung nach Allihn 5,419 g Dextrose.

Kontrollbestimmung. In 47,64 g des frischen (alkalisch reagierenden) Breies fanden sich nach 5 maligem Extrahieren mit Wasser in derselben Weise wie oben und analoger Weiterbehandlung 3,415 g Dextrose; dies ergibt für 68,23 g des Versuches 4,891 g Dextrose. Es wurde somit im Brei am Schlusse des Versuches 0,528 g Dextrose mehr nachgewiesen als zu Beginn desselben. Die Ursache hierfür liegt wohl darin, dafs der Brei, der zur Kontrolle diente, nicht zwischen den einzelnen Extraktionen zerrieben wurde; es blieb so Dextrose in den kleinen Koagulis festgehalten und entging der Extraktion.

Glykogen liefs sich in der Kontrollpartie nach der Extraktion mit Wasser nicht nachweisen.

Die Zuckerbestimmung des Versuches ergibt, dafs jedenfalls keine nennenswerte Abnahme der Glykose während der Dauer des Versuches stattgehabt haben konnte. Ob eine solche in kleinerem Mafse überhaupt stattgehabt hat, ist (auch mit Hinsicht auf die folgenden Versuche) zum mindesten sehr fraglich, läfst sich aber für eine kleine Menge in Anbetracht der Unsicherheit der Kontrollbestimmung nicht sicher ausschliefsen.

Über die Mengenverhältnisse der Gase wird später gesprochen werden. Hier sei bemerkt, dafs möglicherweise der Hahn des Rezipienten nicht völlig luftdicht schlofs, sodafs bei dem starkvermehrten Druck im Innern des Rezipienten am 2. und 3. Tag etwas Gas verloren ging.

Versuch 14 (s. Versuch 17!). 24. VI. 05. Puppen (im späteren und im früheren Stadium) gewaschen wie gewöhnlich (18′ in Sublimatlösung). Der Versuch geht infolge Undichtigkeit des Hahns am Rezipienten verloren.

Die Zuckerbestimmung in 8,96 g des Breies zu Beginn des Versuches ergab nach 4 maligem Zerreiben und Auskochen mit Wasser nach Allihns Methode 107,7 mg Dextrose,
somit in 10 g 120,3 » » .

Versuch 15. 27. VI. 05. Puppen (an den zwei letzten Tagen verpuppt) gewaschen wie gewöhnlich (15′ in Sublimatlösung), zerrieben (Brei bräunt sich langsam an der Luft).

6 h abends. 12,11 g Brei in den Rezipienten gebracht (schwach alkalisch). Im Rezipienten befinden sich mehrere (etwa 8,3) ccm Luft über dem Brei.

29. VI. 12½ h. Versuch abgebrochen (Hahn am Rezipienten nicht vollständig dicht). (Temperatur während des Versuches 20—22° C.)
42½ h Versuchsdauer.

Gas in Mefsbürette gebracht: 14,2 ccm.

Die Analyse ergibt:	3,8	»	CO_2
	2,2	»	H_2
	0	»	O_2
	8,2	»	nicht brennbares Gas, angesehen als N_2.

Es ist demnach (s. oben!) noch etwas Luft während des Versuches eingetreten, etwa 2 ccm, und es wurden etwa 2 ccm O_2 während des Versuches absorbiert.

Zuckerbestimmung: Im Brei fanden sich zu Beginn in 7,44 g, die in derselben Weise wie bisher untersucht wurden (4 maliges Zerreiben und Auskochen mit Wasser, 3 stündiges Kochen mit verdünnter Salzsäure, Fällen mit Phosphorwolframsäure, Zuckerbestimmung nach Allihn)
50,4 mg Dextrose,
somit in 10 g 67,7 » »

Der Brei am Ende des Versuches reagierte sehr schwach sauer. Die Zuckerbestimmung, genau in derselben Weise ausgeführt wie in der Kontrollpartie ergab (Mittel aus 2 Bestimmungen):

	in 12,11 g Brei	104,9 mg Dextrose,			
	(» 10 » »	86,4 »	»)		
während die Kontrollprobe für	12,11 » »	82,0 »	»	ergab.	

Die Zuckerbestimmung des Versuches ergibt, dafs sicher kein Zucker während des Versuches in Verlust gegangen ist. Es ist somit in diesem Versuch der Forderung genügt, dafs ein gleichzeitig während der ganzen Dauer des Versuches anwesender bakteriophiler Stoff während der Dauer desselben nicht angegriffen wird und damit (s. oben!) der Beweis erbracht, dafs die beobachtete Wirkung nicht durch Bakterien erzeugt ist.

Zugleich ist auch gezeigt, dafs die erhaltenen Zersetzungsprodukte nicht aus dem Zucker der Tiere stammen können.

Versuch 16a. 1. VII. 05. Puppen (aus dem ersten und zweiten Tage des Puppenstadiums), gewaschen wie gewöhnlich (19 Minuten in Sublimatlösung) bräunen sich langsam beim Zerreiben; Brei schwach alkalisch.

2 h 45'. 28,32 g Brei in den Rezipienten gebracht, dabei etwa 6,7 ccm Luft.

4. VII. 05. 4 h 50'. Versuch beendet (Temperatur während der Versuchsdauer 22—24° C.).

Versuchsdauer 3 Tage 2 h.

Das Volumen im Rezipienten über Quecksilber nahm zu:

	ccm	ccm pro h
in Stunde 1—41¼	30,4	0,74
—50	6,8	0,78
—67	10,5	0,62
—74	3,9	0,56
insgesamt:	51,6	0,70

Die Hauptmenge des Gases wird in die Mefsbürette gebracht:

41,1 ccm

Die Analyse ergibt: 24,8 ccm CO_2
9,7 » H_2
0 » O_2
6,6 » nicht brennbares Gas als N_2 angesehen; es wurden demnach über 1,5 ccm O_2 während des Versuches vom Brei absorbiert.

Zuckerbestimmung: Im Brei wurde zu Beginn in 28,49 g die Zuckerbestimmung ausgeführt; der Brei wurde (wie bisher) viermal zerrieben und mit Wasser ausgekocht (bis das Filtrat Kupferoxyd nicht mehr reduzierte), mit 5 Prozent konzentrierter Salzsäure versetzt, 3 Stunden im kochenden Wasserbad gehalten, nach dem Erkalten[1]) mit 10% 5 proz. Phosphorwolframsäurelösung gefällt und im Filtrat der Zucker nach Allihn bestimmt. Es fanden sich 112,3 mg Dextrose, somit
auf 10 g Brei 39,4 » »

1) Meistens fiel in diesen Lösungen etwas Harnsäure aus (kenntlich durch braune Farbe, Kristallform und Murexidprobe).

Der Brei am Ende des Versuches reagierte sauer, er wurde genau ebenso behandelt wie die Kontrollpartie. Es fanden sich in

	28,32 g	Brei	90,5	mg	Dextrose	
	auf 10,0	»	» 32,0	»	»	, aus der Kontrollprobe
berechnete sich	für 28,32	»	» 116,6	»	»	

Die Zuckerbestimmung des Versuches ergibt eine kleine Verminderung des Zuckers: während des Versuches um etwa 20 mg. Beim vorhergehenden Versuch hatte sich eine ebensogroſse Zunahme des Zuckers am Ende des Versuches ergeben. Ich bin der Ansicht, daſs aus diesen kleinen Schwankungen, die beim vorliegenden Versuch für die einzelne Allihnsche Bestimmung nur etwa den 10. Teil betragen, nichts Wesentliches gefolgert werden kann, und daſs dieselben beinahe in die Grenzen der Versuchsfehler fallen. Erwähnt sei, daſs man daran denken kann, daſs die Dauer dieses Versuches eine etwa doppelt so lange ist als bei Versuch 15; bei Versuch 12, der noch länger dauerte (5 Tage), war der Zucker am Ende des Versuches vollständig verschwunden. (S. später!) In jedem Fall ist es unmöglich, die gebildete CO_2 und H_2 vom Zucker herzuleiten, da hierfür viel zu wenig Zucker verloren gegangen ist. Ebensowenig ist es begreiflicherweise möglich, die gebildeten Gase auf eine bakterielle Zersetzung des Zuckers zu beziehen.

Versuch 16b. 1. VII. 05. Ein Teil desselben Puppenbreies, wie in Versuch 16a, wurde zu diesem Versuche benutzt.

2 h 45'. 28,57 g Brei in den Rezipienten gebracht, dabei waren 9 ccm Luft mit eingeschlossen.

4. VII. 6 h. Hauptmenge des Gases in Meſsbürette gebracht; Inhalt des Rezipienten sauer reagierend; Temperatur während dieser Versuchszeit (3 Tage 2 h) 22—24° C. Das Volumen im Rezipienten über Quecksilber nahm während dieser Zeit zu:

	Stunden	ccm	ccm pro h
In Stunde 1—41,25	—	32,8	0,80
—50	8,75	6,7	0,77
—67	17	10,6	0,62
—74	7	3,7	0,53
	Insgesamt	53,8	0,73

Ich bemerke, daſs die absoluten Mengen des verwendeten Breies in beiden Versuchen (in 16a 28,32 g, in 16b 28,57 g) fast

genau gleich sind, und daſs dementsprechend die produzierten Gasmengen sehr ähnliche Gröſsen besitzen, ebenso wie die mittleren Werte.

4. VII. 6 h. In die Meſsbürette wurden übergeleitet 45,0 ccm Gas.

Die Analyse ergibt 26,9 ccm CO_2
10,2 » H_2
0 » O_2
7,9 » nicht brennbares Gas, vermutlich N_2.

Es wurde nach der Ableitung der Gasmenge der Versuch fortgesetzt und erhalten in

	Stunden	ccm	ccm pro h
Stunde 1—13	—	2,7	0,21
—33,5	10,5	2,0	0,19
	Insgesamt	4,7	0,20

Zu Beginn und während dieser letzten Periode sank die Temperatur von vorher 24—25° ab auf 21° C.

8. VII. 10½ h. Der Inhalt des Rezipienten reagiert schwach sauer (gegen Lackmus), besitzt kräftigen, an Alkohol erinnernden Geruch, daneben auch etwas Geruch nach Fettsäure; das Destillat reagiert schwach sauer und gibt die Jodoformprobe.

Der Brei wird in der Weise, wie in den bisherigen Versuchen, auf Zucker untersucht, erweist sich jedoch zuckerfrei. Zu Beginn des Versuches waren (vgl. Vers. 16 a) 112,7 mg Dextrose im Brei enthalten gewesen. Zu Beginn der zweiten Versuchsperiode sind diese (s. Vers. 16 a) noch vollständig oder fast vollständig in dem Brei enthalten gewesen. Man kann daran denken (s. Vers. 16 a), daſs etwa vom 4. Tage ab im anoxybiotischen Versuche andere Prozesse hinzutreten, bei welchen unter anderem auch der Zucker eine tiefe Veränderung erleidet (siehe S. 133).

Versuch 20 c. 18. VII. 05. Puppen vom 6.—8. VII., gewaschen wie gewöhnlich (15′ in Sublimatlösung), zerrieben.

11 h. In den Rezipienten gebracht 9,60 g Brei, so gut wie keine Luft beigemischt, höchstens einige Zehntel ccm. Es wird reichlich Gas gebildet. In den ersten 20 Stunden 5 ccm Volumzunahme.

29. VII. Der Versuch geht infolge Bruches des Rezipienten verloren! das Gas konnte nicht analysiert werden. Der Brei im Rezipienten war während der Anoxybiose rotgrau, zeigte jedoch am Ende des Versuches an der Luft kräftige Schwarzfärbung.

In 11,14 cg des frischen Breies waren 52,4 mg Zucker enthalten.

Versuch 20a. 17. VII. 05. Puppen vom 6.—8. VII., gewaschen wie gewöhnlich (15′ in Sublimatlösung), zerrieben.

$6^1/_2$ h. In den Rezipienten gebracht 14,14 g Brei.

29. VII. 12 h. 63,7 ccm Gas in die Meßbürette gebracht. Die Analyse ergibt

42,0 ccm CO_2
16,5 » H_2.

Eine Zuckerbestimmung am Schlusse des Versuches wurde nicht ausgeführt, der Brei wurde für andere Zwecke verwertet. In 11,14 g Brei (frisch) waren 52,4 mg Dextrose enthalten.

β) Versuch, in dem nur **Spuren Kohlehydrat** im Brei enthalten sind.

Versuch 17. 5. VII. 05. Puppen vom 24. VI. (identisch mit den Puppen von Vers. 14, wurden seit dieser Zeit im Zimmer aufbewahrt) gewaschen wie gewöhnlich (15′ in Sublimatlösung), Fliegen in den Puppen schon ziemlich weit entwickelt, zerrieben, Brei schwach alkalisch, bräunt sich an der Luft stark.

4 h 40′. 19,18 ccm Brei in den Rezipienten gebracht.

6. VII. 5 h 20′. Volumen hat um 30,9 ccm zugenommen, gleich 1,8 ccm pro Stunde.

24 h 40′ Versuchsdauer. (Temp. 21—20° C.) Inhalt des Rezipienten reagiert sauer. In Meßbürette gebracht 25,4 ccm Gas. Die Analyse ergibt:

14,8 ccm CO_2
8,0 » H_2
2,6 » nicht brennbares oder absorbiertes Gas, als N_2 angesehen.

8. VII. 8 h 35′. Gasvolumen hat wieder zugenommen um 44,7 ccm, somit um 1,1 ccm pro Stunde.

Versuchsdauer 39 h 15′. (Temperatur zwischen 19 und 21° C.)

Es werden in die Meßbürette gebracht

46,8 ccm Gas.

Die Analyse ergibt 29,4 » CO_2
16,3 » H_2
1,1 » vermutlich N_2.

10. VII. 2 h 35′. Das Gasvolumen hat weiter zugenommen um 20,8 ccm, somit um 0,4 ccm pro Stunde.

Versuchsdauer 54 h. (Temperatur um 22° C.)

Es werden in die Meßbürette gebracht:

24,3 ccm Gas.

Die Analyse ergibt 15,6 » CO_2
7,5 » H_2
1,2 » vermutlich N_2.

Es hat demnach eine fortschreitende Abnahme der Gasmenge im Gang des Versuches stattgehabt, wie in Versuch 16b; die Mengenverhältnisse von CO_2 zu H_2 haben sich in diesem Versuche während 5 Tagen nicht geändert.

Die Zuckerbestimmung wurde in einer Kontrollpartie zu Beginn des Versuches genau wie in der bisher beschriebenen Weise ausgeführt. Es fanden sich in 13,83 g Brei nur Spuren von reduzierender Substanz, die insgesamt unter 6 mg Dextrose bleiben. Es ist demnach sowohl für die erste wie für die zwei später untersuchten Gaspartien die Herkunft aus Kohlehydrat ausgeschlossen.

Der Brei am Ende des Versuches war von schwach sauerer Reaktion; die Zuckerbestimmungen in demselben ergaben ein völlig negatives Resultat.

Es muſs in diesem Versuch die Gasbildung unzweifelhaft (in Übereinstimmung mit den früheren Versuchen) auf Kosten einer andern Substanz als des Zuckers stattgefunden haben. Über die Frage der Bakterienmitwirkung siehe S. 118 ff!

γ) Versuch, in welchem auſser dem Gas das **Petrolätherextrakt** (Fett) zu Beginn und zu Ende des Versuches untersucht wurde.

Versuch 19. 13. VII. 05. Puppen vom 2.—5. VII. (inkl.), gewaschen wie gewöhnlich (15′ in Sublimatlösung), zerrieben. Brei bräunt sich schnell, reagiert gegen Lackmus schwach alkalisch.

12 h 40′. 18,60 g Brei in den Rezipienten gebracht.

16. VII. 1 h. 87,2 ccm Gas in die Meſsbürette gebracht (pro Stunde 1,2 ccm). (Temperatur während der Versuchszeit 18—22° C.)

Versuchsdauer 3 Tage.

Die Analyse des Gases ergibt

50,0	ccm	CO_2
31,9	»	H_2
5,3	»	nicht absorbierbares oder brennbares Gas, vermutlich N_2.

18. VII. 7½ h früh. Es hat sich weiter Gas gebildet, 45,4 ccm Gas in die Meſsbürette gebracht (pro Stunde 1,1 ccm Gas). (Temperatur 22—20° C.)

Versuchsdauer 42½ h.

Gas geht verloren, eine Berechnung auf Grund der Analyse des ersten Gases ergibt als Summe von CO_2 und H_2 42,6 ccm (2,8 ccm fremde Beimischung), davon 26,0 ccm CO_2 und 16,6 ccm H_2.

Petrolätherextraktbestimmung: Der Brei wird am Schlufs des Versuches sorgfältig zusammengespült (reagiert kaum merkbar sauer), wird auf dem Wasserbad bei schwach alkalischer Reaktion getrocknet, darauf zerrieben; das erhaltene Pulver wird zwei Tage im Soxhletapparat mit Petroläther extrahiert. Der Rückstand mit 50 ccm einer 0,1 proz. Lösung von Pepsin (Pepsinum purissimum in lamellis Merck[1]) mit Zusatz von 0,3 % HCl 2 Tage bei 37° verdaut und darauf Rückstand (2 Tage lang) sowie Lösung nochmals mit Petroläther extrahiert. Die vereinigten Petrolätherextrakte wurden im Fettkölbchen in Vakuumexsikkator bei 98° bis zur Gewichtskonstanz getrocknet; sie besafsen ein Gewicht von 0,6021 g. Darauf wurde der Inhalt des Fettkölbchens nach den Vorschriften von Benedikt-Ulzer[2]) ½ Stunde im kochenden Wasserbad mit 0,5 g KOH + 0,5 g H_2O + 5,0 ccm Alkohol gehalten und verseift. Nach der Verseifung fanden sich noch 0,010 g ätherlösliche Bestandteile.

Die Kontrollbestimmung wurde mit 11,16 g des frischen Breies ausgeführt; derselbe wurde am Wasserbad getrocknet und weiter behandelt wie oben beschrieben ist. Ich erhielt insgesamt 0,5809 g Petrolätherextrakt, somit für 18,16 g Brei 0,9683 g Petrolätherextrakt. Der Extrakt wurde wie oben im Wasserbad am Rückflufskühler verseift; es fanden sich nach der Verseifung noch 0,0539 g in Petroläther lösliche Substanz.

Es waren somit während des Versuches:

$$\begin{array}{r} 0{,}9683 \\ -\,0{,}6021 \\ \hline 0{,}3662 \end{array}$$ g Petrolätherextrakt

verschwunden. Dabei hatte der unverseifbare Anteil (z. B. Paraffine, Cholesterin?) im Petrolätherextrakt nicht zugenommen.

1) Das Pepsin enthielt 0,04 % Ätherextrakt. Zeitschr. f. Biol. 1905, Bd. 47 S. 195.

2) Benedikt-Ulzer, Analyse der Fette. 1897. 3. Aufl.

0,3662 g Palmitinsäure liefern bei der vollständigen Verbrennung mit O_2 unter Aufnahme von 1,053 g O_2 1,007 g CO_2.

δ) Versuche mit Zusatz von Antisepticis.

Toluol und Chloroform.

Versuch 24b. 1. VIII. 05. 18,01 g Brei (derselbe wie in Versuch 24, Luftschüttelversuch) jedoch mit Toluol und Chloroform in reichlicher Menge zerrieben.

10½ h in den Rezipienten gebracht.

5. VIII. Versuch abgebrochen. Es hat sich kein Gas gebildet.
Versuchsdauer 4 Tage.

Sublimat.

Versuch 18. Puppen vom 28. VI.; 9,73 g Puppen zerrieben mit 3,0 ccm Sublimatlösung von 0,5 %.

8. VII. 5 h. 11,24 g Brei in den Rezipienten gebracht. Das Volumen nimmt bis zum 17. 11½ h, also in 9 Tagen, um 12,6 ccm zu. Das gebildete Gas enthält 1,6 ccm H_2.

Arsentrioxyd.

Versuch 27. 5. VIII. 05. 9,85 g Brei von Puppen (nahe am Ausschlüpfen), zerrieben mit 0,6 ccm einer Lösung von 20 g As_2O_3 mit 20 g K_2CO_3 in 60 ccm Lösung;

9 h in den Rezipienten gebracht, 8. VIII. 8 h Versuch beendet.
Versuchsdauer 3 Tage.

Das Volumen hat nicht zugenommen. Es hat sich kein Wasserstoff gebildet. Der herausgenommene Brei ist noch imstande H_2O_2 kräftig zu zersetzen.

Fluornatrium.

Versuch 29. 9. VIII. 05. Puppen mit 2 ccm einer gesättigten Lösung (von etwa 4%) NaFl (schwach alkalisch) zerrieben;

6 h 5,8 ccm in den Rezipienten gebracht.

13. VIII. 8¼ h. Das Volumen hat sich nicht vermehrt; es hat sich kein Gas gebildet. Der Brei bräunte sich zu Beginn ein wenig, blieb während der Dauer des Versuches graurötlich, und nimmt nach der Herausnahme aus dem Rezipienten an der Luft (auch nicht im Verlaufe längerer Zeit) keine dunklere Färbung an (vgl. Versuch 20c!) (s. S. 90). H_2O_2 zersetzt der Brei wie gewöhnlich.

Trikresol.

(o-, m-, p-Kresol, $C_6H_4CH_3OH$.)

Versuch 26. 4. VIII. 05. Puppen vom 22.—25. VII., gewaschen wie gewöhnlich (in Sublimatlösung 18′), mit 0,1 ccm einer 10 proz. Trikresollösung zerrieben (Brei bräunt sich schnell);

5 h 10,6 g in den Rezipienten gebracht.

15. VIII. $3^1/_2$ h. Versuch abgebrochen; 72,6 ccm Gas in der Meſsbürette. Versuchsdauer 11 Tage.

Die Analyse ergibt 49,0 ccm CO_2
20,4 » H_2
0 » O_2.

Anmerkung. Der ein wenig hohe CO_2-Wert im Gas ist vielleicht mit dem schwach säureartigen Charakter der Phenole in Beziehung zu bringen. Ich habe deshalb diesen, so wie keinen der Versuche, die mit Zusatz eines Antiseptikums angestellt waren, in der Generaltabelle (S. 119) berücksichtigt.

ε) Versuch mit faulen Puppen.

Versuch 20 d. (Puppen s. Versuch 20 f) 18. VII. 05. Brei von Puppen, welchem einige faule Puppen beigemischt sind.

12 h 5,64 g Brei in den Rezipienten gebracht.

2. VIII. $1^1/_2$ h abgenommen; 51,0 ccm Gas in die Meſsbürette gebracht. Die Analyse ergibt:

40,4 ccm CO_2
7,7 » H_2
0,3 » O_2
$CO_2 : H_2 = 5 : 1$.

Der Brei hat üblen Geruch, zeigt neutrale Reaktion; das Versuchsergebnis weicht sehr stark von den bisher mitgeteilten ab. Es ist daran zu denken, daſs hier zwei gasbildende Prozesse zusammentrafen:

1. derjenige, welchen ich in den bisherigen Versuchen beobachtete,
2. derjenige, welcher durch die fauligen Puppen bedingt war.

B. Schüttelversuche.

Versuch 21. 24. VII. 05. Puppen von verschiedenem Alter
vom 11.—12. (am Ausschlüpfen),
» 13.—15. (ganz wenige),
» 16.—18. (gröſsere Anzahl),
gewaschen wie gewöhnlich (15′ in Sublimatlösung).

12 h. 17,30 g Brei in den Schüttelrezipienten gebracht, dazu
13,1 ccm Hg, ferner
74,2 » Luft, die durch Schütteln mit pyrogallussaurem Alkali von O_2 befreit ist. Es befinden sich auſserdem im Rezipienten noch etwa
5,8 » O_2-haltige Luft (also etwa 1 ccm O_2).

12 h 45′. Schütteln beginnt und wird fortgesetzt bis
5 h 30′, somit 4 h 45′ Dauer des Schüttelns.

Die Analyse des Gases ergibt:

4,0 ccm CO_2
1,4 » H_2.

Es ist somit trotz der kurzen Versuchsdauer die Bildung von CO_2 und H_2 im Brei in deutlich nachweisbarer Menge erfolgt.

Zuckerbestimmungen wurden nicht ausgeführt. Der Brei am Schlufs des Versuches zersetzt (ebenso wie der frische Brei), H_2O_2 sehr stark, bläut Guajaktinktur nicht (ebenso wie der frische Brei), gibt mit Paraphenylendiamin (einige Tropfen einer 20proz. Lösung) und H_2O_2 eine tiefblaue Färbung (wie der frische Brei).

Versuch 22. 26. VII. 05. Puppen von verschiedenem Alter, z. T. vom 16.—18., z. T. von später, grofsenteils noch sehr jung, gewaschen (am 25. VII.) wie gewöhnlich (in Sublimatlösung, 15 Min.).

10 h. Zerrieben, in den Schüttelrezipienten gebracht:

30,80 g Brei,
51,8 ccm O_2-freie Luft (durch pyrog. Alk. entsauerstofft),
21,3 » Hg. Ferner sind in den Rezipienten mit dem Brei eingeführt etwa
6,5 » Luft (mit etwa 1,3 ccm O_2).

10 h 45′. Schütteln beginnt, wird fortgesetzt bis

5 h 55′. Versuch abgebrochen; Rezipient hat sich mäfsig erwärmt. Versuchsdauer 7 h 10′.

Brei (wie sonst) von alkoholartigem Geruch, sehr hell, gegen Lackmus vielleicht eine Spur sauer. Die Analyse des Gases ergibt:

5,1 ccm CO_2
0 » O_2
3,2 » H_2.

27. VII. Der Brei ist über Nacht in einer Schale an der Luft aufbewahrt worden, reagiert nun kräftig sauer, verhält sich zu H_2O_2 und zu Guajaktinktur wie in Versuch 21, färbt sich mit Peraphenylendiamin und H_2O_2 in kurzer Zeit tief graublau. Zuckerbestimmungen wurden nicht ausgeführt.

Versuch 32b. 14. XI. 05. Puppen vom 30/31. X. und vom 3. XI., bis zum 11. XI. bei Zimmertemperatur, dann bei etwa 10° C aufbewahrt; gewaschen wie gewöhnlich (in Sublimatlösung 16 Min.), zerrieben.

4 h 30′. In den Schüttelrezipienten gebracht:

15,84 g Brei,
82,7 ccm H_2 aus Bombe,
19,0 » Hg.

6 h 30'. Schütteln beginnt; dasselbe wird fortgesetzt bis
9 h 45', somit
Versuchsdauer 3 h 15'.
Die Gasanalyse ergibt
4,0 ccm CO_2,
0 » O_2.

H_2 kann in diesem Versuch, der in H_2-Atmosphäre ausgeführt wurde, nicht bestimmt werden. Der Brei hat hellgraue Farbe, reagiert neutral, riecht schwach nach Alkohol.

Die Zuckerbestimmung in dem Brei (genau in der bisher beschriebenen Weise ausgeführt) ergibt 161,3 mg Dextrose, somit auf 10 g Brei 101,8 mg Dextrose.

Die Zuckerbestimmung im frischen Brei (genau in der beschriebenen Weise ausgeführt) ergibt in
11,24 g Brei 114,4 mg Dextrose, somit für
10,0 » » 101,8 » »

Es findet sich also keine Veränderung des Zuckergehaltes während des Versuches.

Eine Glykogenbestimmung im Brei des Versuches wie im Brei der Kontrollpartie nach dem Auskochen mit Wasser gab in beiden Fällen ein völlig negatives Resultat (s. Versuch 32a!)

II. Oxybiotische Versuche.

(Sämtlich Schüttelversuche.)

a) Mit Luft.

Versuch 20b. 18. VII. 05. Puppen vom 6.—8. VII., gewaschen wie gewöhnlich (15 Min. in Sublimatlösung), zerrieben.
10 h 30'. In den Schüttelrezipienten gebracht:
11,61 g Brei, hierzu etwa
20 ccm Hg, ferner etwa
80 » Luft.
11 h. Schütteln beginnt,
4 h beendet. Rezipient hat sich beträchtlich erwärmt (auf etwa 40—50°).
Versuchsdauer 5 h.

Gas in die Meſsbürette übergeleitet: 74,1 ccm. Die Analyse ergibt
5,7 ccm CO_2,
3,9 » O_2,
? » H_2. (Die Bestimmung des H_2 ging verloren.)

Der Inhalt des Rezipienten (von alkoholartigem Geruch), vielleicht eine Spur sauer, wird in derselben Weise wie in den bisher beschriebenen Versuchen auf Zucker untersucht. Es finden sich in demselben 58,5 mg Dextrose.

Die Kontrollbestimmung in 11,14 g Brei zu Beginn des Versuches hatte ergeben 52,4 mg Dextrose, dies ergibt
für 11,61 g Brei 54,6 » »

Es ist also während des Versuches während der Bildung von 5,7 ccm (etwa 11 mg) CO_2 keine Änderung im Zuckergehalt eingetreten; derselbe blieb sich vielmehr gleich.

Versuch 24. 1. VIII. 05. Tiere vom 19.—22. VII., gewaschen wie gewöhnlich (17 Min. in Sublimatlösung), zerrieben.

In den Schüttelrezipienten gebracht:
22,82 g Brei,
18 ccm Hg,
65 » Luft.

9 h 45'. Schütteln beginnt.

12 h. Schütteln 15' unterbrochen.

4 h. Abgenommen. Im Innern des Rezipienten besteht negativer Druck.
Versuchsdauer 6 h.

Die Analyse des Gases ergab
? ccm CO_2,
0,5 » O_2,
0 » H_2.

(Wasserstoff konnte nicht nachgewiesen werden; die Explosion wurde wie stets, wenn es sich nur um geringe H_2-Mengen handeln konnte, unter Zusatz einer bestimmten Menge Knallgas ausgeführt.)

Zuckerbestimmungen wurden nicht ausgeführt.

Versuch 25. 2. VIII. 05. Puppen verschiedenen Alters vom 19.—22. und 23.—24. VII., gewaschen wie gewöhnlich (17 Min. in Sublimatlösung), zerrieben.

In den Schüttelrezipienten gebracht:
17,06 g Brei,
22 ccm Hg,
71,4 » Luft.

11 h 15'. Schütteln beginnt.

3 h 30'. Abgenommen.
Dauer des Versuches 4 h 15'.

58,4 ccm Gas in die Meſsbürette gebracht.

Die Analyse ergibt
4,0 ccm CO_2,
3,5 » O_2,
0,1 » H_2 (in den Fehlergrenzen liegend.)

Zuckerbestimmungen wurden nicht ausgeführt.

Der Versuch ergibt wie der vorhergehende, dafs höchstens eine Spur H_2 vorhanden ist, im Gegensatz zu den anoxybiotischen Versuchen; die CO_2-Mengen sind beträchtlich.

b) Mit Zusatz von O_2.

Versuch 23. 28. VII. 05. Puppen vom 19.—22. VII., gewaschen wie gewöhnlich (20 Min. in Sublimatlösung), zerrieben; Brei färbt sich an der Oberfläche stark braunschwarz.

In den Schüttelrezipienten gebracht:
22,20 g Brei,
20 ccm Hg,
64,5 » O_2 (aus Bombe, enthält 1,3 ccm Nicht O_2).

11 h 45′. Schütteln beginnt.

29. VII. 7 h 30′ Morgens beendet.

Versuchsdauer 19 h 45′.

Im Innern des Rezipienten beträchtlicher negativer Druck. Es werden in der Mefsburette erhalten 40,4 ccm Gas.

Die Analyse ergibt:
2,7 ccm CO_2
10,3 » O_2,
0 » H_2,
27,4 » vermutlich N_2, der zum gröfsten Teil während des Versuches (als Luft) eingedrungen ist.

Der Brei am Schlufs des Versuches ist gegen Lackmus neutral, hat alkoholartigen Geruch, zeigt gegen H_2O_2, Guajaktinktur und Paraphenylendiamin das früher beschriebene Verhalten.

Die Zuckerbestimmung in einer Kontrollpartie zu Beginn des Versuches sowie im Brei am Ende des Versuches ergab keine Abnahme des Zuckers im Brei.

Versuch 28. 8. VIII. 05. Puppen vom 28. VII. bis 1. VIII.; gewaschen wie gewöhnlich (20 Min. in Sublimatlösung).

9. VIII. 9 h 30′. Zerrieben; Brei bräunt sich bald an der Luft.

In den Schüttelrezipienten gebracht:
18,62 g Brei,
15 ccm Hg,
73,2 » O_2 (aus Bombe) enthält 0,3 ccm Nicht-O_2).

10 h 40′. Schütteln beginnt.

10. VIII. 7 h 30′. Beendet.

Versuchsdauer 20 h 50′.

Im Innern des Rezipienten stark negativer Druck.

In dieMefsbürette gebracht 28,3 ccm Gas.

Die Analyse ergibt

4,6 ccm CO_2,
18,7 » O_2,
0,2 » H_2,
4,8 » vermutlich N_2 (davon 0,3 ccm mit dem Sauerstoff zugesetzt. Der Rest war vermutlich als Luft im Brei). Der Brei riecht alkoholartig, besitzt neutrale Reaktion.

Die Zuckerbestimmung wurde in einer Partie zu Beginn des Versuches sowie im Brei am Ende desselben in der früher beschriebenen Weise ausgeführt und ergab keine Abnahme des Zuckergehaltes im Brei.

Die Glykogenbestimmung ergab sowohl im Rückstande der Kontrollpartie wie im Rückstand der geschüttelten Partie ein völlig negatives Resultat.

Versuch 30. 8. VIII. 05. Puppen vom 28. VII. bis 1. VIII., gereinigt (s. Versuch 28!).

10. VIII. Beginnen auszuschlüpfen.

3 h. Zerrieben; in den Schüttelrezipienten gebracht:

16,53 g Brei,
18 ccm Hg,
73,8 » O_2 (aus Bombe mit 3% Nicht O_2).

4 h 15'. Schütteln beginnt.

11. VIII. 10 h 30'. Schütteln beendigt.

Dauer des Versuchs 18 Std. 15 Min.

Gas in die Mefsbürette gebracht: 56,6 ccm Gas.

Die Analyse ergibt

3,8 ccm CO_2,
27,0 » O_2,
0,4 » H_2,
25,4 » vermutlich N_2, aus Sauerstoff der Bombe und aus eingedrungener Luft. Der herausgenommene Brei hat alkoholartigen Geruch, reagiert neutral. Zuckerbestimmungen wurden nicht ausgeführt.

Versuch 32a. 14. XI. 05. Puppen vom 30.—31. X. und 3. XI. In Zimmertemperatur gehalten, mit Ausnahme der Zeit vom 11.—14. XI. für die Puppen vom 30. X.; diese befinden sich während dieser Zeit bei gegen 10° C.; Puppen gewaschen wie gewöhnlich (16 Min. in Sublimatlösung); Fliegen (in der Hülle) meist schon an der ganzen Körperoberfläche pigmentiert.

4 h 10'. Zerrieben. Brei bräunt sich schnell an der Luft, reagiert neutral. In den Schüttelrezipienten gebracht:

13,72 g Brei,
11,7 ccm Hg,
82,0 » O_2 (aus Bombe, mit 2,6 ccm Nicht O_2).

6 h 30'. Schütteln beginnt. In der Nacht einige Stunden (vermutlich 4) aufser Gang.

10 h 45'. Beendigt.

Dauer des Versuches etwa 1 Tag.

Im Innern des Rezipienten negativer Druck; Gas in die Mefsbürette gebracht 62, 3 ccm.

Die Analyse ergibt:

5,0 ccm CO_2,
32,4 » O_2,
0,8 » H_2,
24,1 » vermutlich N_2.

Der Inhalt des Rezipienten riecht stark alkoholartig, reagiert neutral.

Die Zuckerbestimmung ergab im Brei (ausgeführt wie in den bisherigen Versuchen beschrieben wurde) in

13,72 g 138,0 mg Dextrose,
10,0 » 100,6 » »

In einer Partie des frischen Breies fanden sich in

11,24 g Brei 114,4 mg Dextrose,
10,0 » » 101,8 » »

Es hatte also keine Änderung im Zuckerbestand während des Versuches stattgehabt.

Eine Glykogenbestimmung im Brei des Versuches wie im Brei der Kontrolle (nach dem Auskochen mit Wasser) ergab beide Male ein völlig negatives Resultat.

(Vgl. den anoxybiotischen Schüttelversuch 32 b, in welchem ebenfalls keine Abnahme des Zuckergehaltes zu beobachten war!)

Versuch 33. 23. XI. 05. Puppen vom 4. XI. (vom 21.—22. XI. abends in der Kälte, da zum Teil schon ausgeschlüpft), ferner Puppen vom 8.—9. XI. und vom 17. XI.; gewaschen wie gewöhnlich (12 Min. in Sublimatlösung).

In den Rezipienten gebracht 10,68 g Brei. Da der Rezipient nach dem Eindringen des Hg zerbricht, mufs der Brei in einen zweiten Rezipienten gebracht werden. Dabei geht ein wenig Brei verloren. Wieviel läfst sich nicht genau bestimmen, da dem Brei etwas Hg beigemengt ist. Nach meiner Schätzung sind nicht mehr als 10,0 g Brei im neuen Rezipienten enthalten. Hierzu

17 ccm Hg,
79,9 » O_2 (aus Bombe mit 2,5 ccm Nicht O_2).

1 h. Schütteln beginnt; Rezipient ist in der darauffolgenden Nacht mehrere Stunden aufser Bewegung (höchstens 7 Stunden).

24. XI. 4 h 10'. Schütteln beendet.

Versuchsdauer ? (ungefähr 1 Tag.)

Gas in die Mefsbürette gebracht 51,8 ccm.

Die Analyse ergibt:

9,7 ccm CO_2,
26,2 » O_2,
0,4 » H_2,
15,5 » vermutlich N_2.

Der Inhalt des Rezipienten reagierte gegen Lackmus neutral.

Die Bestimmung des Zuckers im Brei (in der gleichen Weise wie bisher beschrieben wurde, ausgeführt) ergab 92,4 mg Dextrose (auf 10,0 g Brei). In einer Kontrollpartie zu Beginn des Versuches wurde der Zucker in derselben Weise bestimmt. Es fanden sich in 8,55 g Brei 81,7 mg Dextrose, somit in 10,0 g Brei 95,5 mg Dextrose.

Es ist somit zweifellos auch in diesem Versuche ein Verlust von Dextrose nicht eingetreten.

Eine Glykogenbestimmung in der Kontrolle sowie in der Versuchspartie nach der viermaligen Extraktion mit kochendem Wasser ergab beide Male ein negatives Resultat.

Erörterung der Ergebnisse.

I. Die anoxybiotischen Prozesse im Brei.

Bei der Erörterung der Ergebnisse empfiehlt es sich zunächst, den einfacheren Fall, in welchem der Versuch nicht durch Mitwirkung von Sauerstoff kompliziert ist, zu betrachten. Die Zusammensetzung der Gase in den verschiedenen Versuchen, in welchen anoxybiotisch vorgegangen wurde, wird in der folgenden Tabelle gegeben.

Ehe ich an die Erörterung der Ergebnisse schreite, mufs ich die Frage nach der Mitwirkung von Bakterien erörtern an der Hand des S. 88 ff. Ausgeführten.

Ich bemerke hierzu zunächst (s. S. 94), dafs die Puppen aufserordentlich gründlich (mit Sublimatlösung, Wasser, Alkohol, Äther) gereinigt werden konnten, dafs die Tiere ferner im Puppenstadium keinen Darminhalt im gewöhnlichen Sinne besitzen, und

Versuch	Dauer	Brei	Gas in Meſsbürette	Davon		Zucker zu		Ab- oder Zunahme des Zuckers i. Versuch	Fett zu		Fett im Versuch verschwunden	Bemerkungen
				CO_2	H_2	Beginn	Ende		Beginn	Ende		
		g	ccm	ccm	ccm	mg	mg	mg	mg	mg	mg	
12	5 Tage	10,42	48,4	27,6	13,5	130	0	— 130	—	—	—	
13	3 »	68,23	87,0	40,8	21,4	4891	5419	+ 528	—	—	—	Mit Zuckerzusatz
14	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
15	42,5 h	12,11	14,2	3,8	2,2	82,0	104,9	+ 22,9	—	—	—	
16 a	74 »	28,32	41,1	24,8	9,7	111,6	90,5	— 21,1	—	—	—	
16 b	74,25 »	28,57	45,0	26,9	10,2	112,7	—	—	—	—	—	
	7 Tage	—	—	—	—	—	0	— 112,7	—	—	—	
20 c	20 h	9,60	(5,0)	—	—	45,2	—	—	—	—	—	
20 a	12 Tage	14,14	63,7	42,0	16,5	66,5	—	—	—	—	—	
17	24,67 h	19,18	25,4	14,8	8,0	unter 8	—	—	—	—	—	
	39,25 »	—	46,8	29,4	16,3	—	—	—	—	—	—	
	54 »	—	24,3	15,6	7,5	—	0	—	—	—	—	
19	72 »	18,60	87,2	50,0	31,9	—	—	—	968,3	—	—	
	42,5 »	—	(45,4)	—	—	—	—	—	—	602,1	366,2	
21	4,75 »	17,30	—	4,0	1,4	—	—	—	—	—	—	Schüttelversuch
22	7,17 »	30,80	—	5,1	3,2	—	—	—	—	—	—	»
32 b	3,25 »	15,84	—	4,0	?	161,3	161,3	0	—	—	—	»

dafs jede Puppe darauf geprüft wurde, ob sie sich normal entwickelt hat.

Aus der Tabelle ergibt sich zunächst, dafs regelmäfsig (s. S. 91) in allen 11 (12) Versuchen, in welchen darauf untersucht werden konnte, sowohl in denjenigen, in denen der Brei in Ruhe sich befand, wie in den Schüttelversuchen, an Gasen CO_2 und H_2 gebildet wurde. Ein anderes brennbares Gas, etwa Methan etc., liefs sich nie nachweisen. In dieser Hinsicht genügt somit die Beobachtung der oben S. 92 unter Nr. 3 aufgestellten Forderung.

Eine weitere Forderung, die ich in bedingter Weise gestellt hatte, ist, dafs die Zersetzung von Beginn ab allmählich absinkend vor sich gehe. Ich mufs jedoch hier einige Einschaltungen machen (s. S. 92).

Zu Beginn des Vorgangs im Brei im anoxybiotischen Versuche müssen notwendig teilweise andere Vorgänge statthaben als später. Dies beweist die Tatsache, dafs der anfangs an der Luft mehr oder weniger gebräunte Brei nach einiger Zeit sich beträchtlich entfärbt, wie auch der dunkle Saum um die Luftblasen (s. S. 97) mit der Zeit verblafst. Ferner habe ich z. B. in Versuch 13, in welchem relativ viel Luft dem (mit Zucker versetzten) Brei beigemengt war, in den ersten Stunden eine geringe Kontraktion des Volums (um etwa $^1/_2$ ccm) von Brei + Gas beobachtet. (Auch in Versuch 26, mit Zusatz von Trikresol, trat zu Beginn eine Kontraktion des Gesamtvolumens um über $^1/_2$ ccm ein). Ich bringe dies in Zusammenhang mit der Tatsache, dafs das am Schlufs dieses Versuches (und der anderen) analysierte Gas, obgleich anfangs etwa 25 ccm Luft (mit etwa 5 ccm O_2) im Rezipienten enthalten gewesen waren, keinen O_2 mehr enthielt. Es war also dieser O_2 vollständig von dem Brei aufgenommen worden. Es mufste demnach zu Beginn neben der Abscheidung von CO_2 eine Wegnahme von O_2 stattgefunden haben, und es ist denkbar, dafs es dabei vorübergehend zu einer Kontraktion des Volumens kam. Ähnliche Verhältnisse lagen in

den anderen Ruhe-Versuchen während der ersten Stunden regelmäfsig vor.

Ein gutes Beispiel für die Notwendigkeit, die ersten Stunden des anoxybiotischen Versuches nicht den folgenden gleichzustellen, ist auch der S. 98 mitgeteilte Versuch an Madenbrei; in diesem Brei hatte die Gasbildung schon begonnen, nach dem Umfüllen in ein anderes Gefäfs (unter Luftzutritt) war zunächst wieder mehrere Stunden keine Gasbildung wahrzunehmen und erst darauf liefs sich diese wieder beobachten.

Die Volumsänderung während der ersten Stunden im anoxybiotischen Versuche liefert somit nicht ein getreues Bild des gebildeten Gases (ich habe um dies zu erhalten, den kurzdauernden anoxybiotischen Schüttelversuch mit Quecksilber ausgeführt, siehe unten!).

Die obige Überlegung mufs noch einen Schritt weiter verfolgt werden: es ist in anbetracht der Bräunung des Breies während des Zerreibens der Puppen und seiner nachherigen schwächeren oder stärkeren Entfärbung im Rezipienten unter Luftabschlufs als wahrscheinlich anzusehen, dafs im Gewebe noch ein kleinerer oder gröfserer Sauerstoffvorrat in den »anoxybiotischen« Versuch hereingenommen wird, und dafs durch diesen die Menge des in den ersten Stunden gebildeten Gases, vielleicht auch seine Zusammensetzung (ich denke hierbei besonders daran, dafs noch ein Teil des Wasserstoffes oxydiert werden könnte, s. S. 138, die oxybiotischen Schüttelversuche) beeinflufst werden kann. Jedenfalls sind nach diesen Ausführungen die ersten Stunden nach Beginn des Versuches nicht geeignet, um ein Bild über die Gasbildung zu liefern, das mit dem der folgenden Stunden ohne weiteres verglichen werden könnte.

Kleinere Schwankungen in der Gasmenge sind ferner mit Rücksicht auf die Schwankungen der Temperatur und des Luftdrucks nur unter Anbringung einer Korrektur hierfür zu berücksichtigen. Auch das Bindungsvermögen des Breies für CO_2 kann natürlich z. B. mit Änderung der Reaktion desselben beträchtlich schwanken.

Ich bringe als Belege für die allmähliche Abnahme der Gasbildung im Brei die folgenden Daten:

Stunde	Versuch 16 a 28,32 g Brei Gas pro Stunde ccm	Versuch 16 b 28,57 g Brei Gas pro Stunde ccm
1—41,25	0,74	0,80
—50	0,78	0,77
—67	0,62	0,62
—74	0,56	0,53
—87	—	0,21
—97,5	—	0,19

Stunde	Versuch 17 19,18 g Brei Gas pro Stunde ccm
1—24 h 40'	1,3
—39 » 15'	1,1
—54 »	0,4

Auch die Versuche mit Madenbrei (S. 98) sind hier als Beispiele anzuführen. In diesen Beispielen zeigt sich, mit Ausnahme einer kleinen Anfangssteigerung bei Versuch 16a regelmäfsig ein Abfall in der pro Stunde gebildeten Gasmenge mit der Zeit der Versuchsdauer.

Endlich bemerke ich, dafs ich einige Daten, die hier zu geben wären, nicht mitteilen kann, da sie einer noch im Gange befindlichen Reihe angehören.

Nach dem Ausgeführten sind zu Beginn des Versuches zum mindesten zwei Prozesse in dem Brei nebeneinander im Ablauf begriffen; nach einiger Zeit hört der eine derselben auf, parallel dem Abnehmen des zur Verfügung stehenden Sauerstoffes, und nur der anoxybiotische Vorgang geht weiter.

Es ist deutlich, dafs dieses Verhalten (und ähnliche) bei der Beurteilung der Intensität der Gasproduktion ebenfalls zu berück-

sichtigen ist, und dafs auf eine solche Weise eine anfangs geringere Intensität der Prozesse im Brei vorgetäuscht werden mufs.

Was den 5. Punkt (S. 92) meiner Erörterung betrifft, so wird in bezug auf diesen auf die späteren Ausführungen (S. 126 ff.) verwiesen.

Um dem 6. Punkt — möglichst kurze Versuchsdauer von einigen Stunden oder höchstens einem Tag — zu genügen, habe ich zwei (3) anoxybiotische Schüttelversuche angestellt, in welchen die Dauer nur $4^3/_4$ (bzw. $3^1/_4$) bis 7 Stunden betrug. Auch in diesen Versuchen war das Resultat dasselbe wie in den länger dauernden Versuchen.

Um den unter 7 (S. 93) gesuchten Bedingungen zu genügen, ging ich von der Beobachtung aus, dafs die Tiere während der Metamorphose fast nur Fett verbrennen[1]), während der Kohlehydratstoffwechsel ein äufserst geringfügiger ist. Ich dachte daher zuerst daran, ob es nicht möglich wäre, ein Kohlehydrat zuzusetzen (Versuch 13), dessen Menge zu Beginn und zu Ende des Versuchs bestimmt werden sollte, und — wenn der Prozefs abakteriell verlief — sich am Schlufs nicht verändert haben dürfte.

Als solches Kohlehydrat wählte ich den Traubenzucker. Die Glykose ist, so weit ich mich habe informieren können, einer der am leichtesten für Bakterien angreifbaren, verwertbaren Stoffe, wie z. B. schon daraus hervorgeht, dafs bei Versuchen, welche die Untersuchung der Glykolyse durch tierische Gewebe und Extrakte zur Aufgabe haben, so aufserordentlich leicht eine Täuschung durch Bakterien zustande kommt.[2]) Auch als Zusatz zu Nährböden für Bakterien ist bekanntlich Dextrose als begünstigend »allgemein bekannt und empfohlen« (speziell bei anaeroben Bakterien).[3])

---

1) Weinland, Zeitschr. f. Biol. 1905, Bd. 47 S. 186.

2) Auch Czapek und Cohn fanden bei ihren letzten Versuchen über Wasserbakterien (Zentralbl. f. Bakteriologie, 1906, 2. Abt., Bd. 16 S. 690), dafs sämtliche von ihnen untersuchten Formen Traubenzucker verwerteten.

3) Gottschlich, Allg. Morph. und Biol. d. pathog. Mikroorg. in Wassermann und Kolle, Handb. d. pathog. Mikroorg., 1903, Bd. 1 S. 79.

Die Menge, in der ich den Traubenzucker zufügte, nahm ich anfangs ziemlich hoch (Versuch 13: 7—8 %), da z. B. selbst 20 proz. Dextrose die Entstehung von Fäulnis nicht hindert. Bei den späteren Versuchen beobachtete ich das Verfahren, das bei Nährböden häufig eingeschlagen wird, und wählte geringe Dextrosemengen als Zusatz.[1]) Bei dieser Anordnung nun war es unnötig, Dextrose zuzusetzen, denn in diesen kleinen Mengen war, wie die Zuckerbestimmungen in den Versuchen ergaben, Dextrose meist an sich im Brei enthalten, und dieser bildete demnach und in dieser Hinsicht einen geeigneten Nährboden für Bakterien.

Ganz besonders auf die für die vorliegende Frage in erster Linie zu berücksichtigenden Buttersäurebakterien liefs sich auf diese Weise in zuverlässiger Weise prüfen.[2])

Nur die Nitrifikationsmikroben[3]) (Nitrit- und Nitratmikroben) nehmen in ihrem Verhältnis zum Zucker eine ganz besondere Stellung ein; für sie wirkt Zucker (Dextrose), sowie die Gegenwart organischer Verbindungen überhaupt, leicht hemmend; Dextrose hindert z. B. das Wachstum vollständig, bei einer Dosis von 0,2—0,3 %. wirkt also als ›Antiseptikum‹ für diese Organismen. Da in meinen Versuchen der Zuckergehalt stets (mit Ausnahme von Versuch 17, S. 107 u. 130) diese Gröfse überstieg, so sind diese Mikroben schon aus diesem Grunde, von anderen Gründen völlig abgesehen, ausgeschlossen gewesen.

Von den 12 Versuchen in Tabelle I (S. 119) scheiden nun in Hinsicht auf diese Prüfung zunächst diejenigen 6 Versuche aus, in welchen die Zuckerbestimmung zu Anfang und zu Ende des Versuchs nicht ausgeführt wurde. Die übrigbleibenden 6 Versuche zerfallen in zwei Gruppen:

In den Versuchen der ersten Gruppe (13, 15, 16a, 32b) war die Dauer des Versuchs eine kurze (zwischen $3^1/_4$ Stunden und drei Tagen), und es ist keine Abnahme des Zuckers oder nur eine nicht ins Gewicht fallende Abnahme desselben eingetreten.

---

1) E. Friedberger, Die allg Meth. d. Bakteriol.; in Wassermann und Kolles Handb. Bd. 1 S. 446 gibt 0,3—0,5 % Dextrose an.

2) Siehe übrigens hierüber noch zwei andere sehr wichtige Punkte, nämlich die Mengenverhältnisse der gebildeten Gase (s. S. 127) und die für eine solche Gärung ungenügende Zuckermenge (s. S. 129).

3) F. Czapek, Biochemie d. Pflanzen, 1905, Bd. 2 S. 117 ff.

Dasselbe Resultat lieferten — wie ich hier voraus erwähnen will, um nicht für die Diskussion der oxybiotischen Versuche diese Erörterung wiederholen zu müssen — die fünf oxybiotischen Schüttelversuche, in denen ich die Zuckerbestimmung vor und nach den Versuchen ausführte (Versuch 20b, S. 113, Versuch 23, S. 115, Versuch 28, S. 115, Versuch 32a, S. 116, Versuch 33, S. 117).

Es ist nach diesen Tatsachen kein Zweifel, dafs der Zucker in den von mir angestellten Versuchen in den ersten drei Tagen bei der beobachteten Bildung von H_2 und CO_2 nicht angegriffen wurde, dafs also auch von dieser Seite die Annahme, dafs es sich um eine Bakterienwirkung handelt, keine Stütze erhält, denn diese hätte sich in einem Verbrauch des Zuckers zeigen müssen.

Eine andere Beurteilung müssen die Versuche erfahren, welche eine längere Dauer als drei Tage besafsen. In zweien derselben habe ich nach einer Versuchszeit von 5—7 Tagen keinen Zucker mehr im Brei nachweisen können. Es ist also im späteren Versuchsverlauf zu einem Verschwinden des Zuckers gekommen, welches Schicksal demselben dabei geworden ist, kann ich nicht vermuten. Man hätte zunächst annehmen können, dafs der Zucker der bakteriellen Zersetzung verfiele, und dafs es dabei zur Bildung von CO_2 und H_2 komme (wie bei der Buttersäuregärung s. S. 127). Dann wäre zu fordern, dafs sich im späteren Verlauf des Prozesses das Verhältnis des Wasserstoffs zur Kohlensäure ändere, indem die nunmehr neben der ersten hergehende zweite Zersetzungsform in Brei, Wasserstoff und Kohlensäure in anderem Mengenverhältnisse bildet, als die erste allein. (Theoretisch bildet die Buttersäuregärung gleiche Volumina von CO_2 und H_2, s. u.). Ferner wäre in diesem Falle zu fordern gewesen, dafs die Gasmenge ansteigt, indem nun zum ersten ein zweiter Prozefs seine Produkte liefert. Aber es ist keine der beiden Möglichkeiten verwirklicht; die Gasmenge nimmt fortwährend weiter ab (s. S. 122), und die Zusammensetzung des Gases ändert sich, wie die länger dauernden Versuche zeigen, nicht.

Dazu kommt, daſs in Versuch 17 (S. 107), in dem kein Zucker zersetzt werden konnte, die Befunde bei fünftägiger Dauer sich qualitativ nicht ändern, sondern völlig denjenigen der anderen Versuche analog sind; dieser Versuch zeigt, daſs der Zucker bei der Produktion des Gases in keinem Stadium des Prozesses direkt beteiligt ist.

Ich halte es deshalb für wahrscheinlich, daſs der Zucker im Brei eine andere Veränderung erfährt, und daſs sein Verschwinden keine Änderung in der Art der CO_2- und H_2-bildenden Zersetzungsvorgänge im Brei bewirkt.

Anmerkung. An der Möglichkeit einer solchen ist auf Grund meiner Beobachtung über die Bildung von Chitin während der Metamorphose[1]) nicht zu zweifeln; s. auch S. 133!

Als ein weiteres Moment, welches zeigt, daſs in dem Brei keine tiefeingreifenden, ihm normalerweise fremden, also vermutlich bakteriellen Zersetzungsvorgänge stattgefunden haben, führe ich noch an, daſs sowohl das Verhalten gegenüber H_2O_2 (Bildung von H_2O und O_2, keine Guajakbläuung), wie gegen Paraphenylendiamin (s. z. B. S. 112) am Ende des Versuchs nicht etwa fehlt, sondern noch ebenso wie zu Beginn vorhanden ist. Auch die Schwärzung des Breies am Ende des Versuchs (an der Luft) konnte ich noch beobachten (s. S. 106).

Es hat sich im bisherigen ergeben, daſs im Madenbrei im anoxybiotischen Versuche regelmäſsig CO_2 neben H_2 gebildet wird, und daſs bei dieser Erscheinung die Mitwirkung von Bakterien nicht angenommen werden kann. Im folgenden werden sich noch weitere Beweise hierfür ergeben.

Zunächst ist es notwendig, um die Art des Prozesses näher zu bestimmen, die Mengeverhältnisse beider Versuchsprodukte zueinander zu verfolgen.

1) Weinland, Zeitschr. f. Biol. (1905) Bd. 47 a. a. O.

Tabelle II.

Versuch	CO_2 in ccm	H_2 in ccm
12	27,6	13,5
13	40,0	21,4
15	3,8	2,2
16a	24,8	9,7
16b	26,9	10,2
20a	42,0	16,5
17	14,8	8,0
	29,4	16,3
	15,6	7,5
19	50,0	31,9
21	4,0	1,4
22	5,1	3,2
	284,0	141,8

Die Tabelle II ergibt in dieser Hinsicht, wenn ich die Gesamtsumme aller Versuche ziehe, dafs das Verhältnis der Menge von $CO_2:H_2$ genau sich verhält wie 2:1, dafs auf 2 Volumina CO_2 1 Volum H_2 zu setzen ist. Für die einzelnen (12) Versuche zeigt die Tabelle begreiflicherweise kleinere Schwankungen; dieselben sind jedoch in keinem Fall von gröfserem Gewicht.

Wenn man bedenkt, wie leicht bei derartiigen Fermentversuchen verschiedene Prozesse sich durchkreuzen können, wie leicht es ferner zu einer verschieden grofsen Absorption von Kohlensäure in den Breien kommen kann, je nach der Reaktion von diesen, wie sehr möglicherweise ein verschieden grofser Vorrat an Sauerstoff die Wasserstoffwerte beeinflussen kann, so werden solche kleine Schwankungen nicht überraschen. Einen sehr guten Beweis dafür, dafs sie nur untergeordnete Bedeutung haben, liefert das Gesamtergebnis der Versuche, in dem sie sich aufserordentlich vollständig ausgeglichen haben.

Es ergibt sich somit im bisherigen, dafs die Zersetzung im Calliphorapuppenbrei CO_2 und H_2 liefert im Verhältnis von 2:1.

Es ist hier der Ort, wieder auf den Vergleich mit der Buttersäuregärung (durch Bakterien) einzugehen.[1])

1) Die Buttersäuregärung hat ein relativ hohes Temperaturoptimum von 35—40° C. (Czapek, a. a. O., Bd. 2 S. 492.) Ich bemerke dies, da die von mir angestellten Versuche bei einer mittleren Temperatur von etwa

Bei dieser Gärung wird bekanntlich Dextrose zerlegt nach der Gleichung $C_6H_{12}O_6 = C_4H_8O_2 + 2\,CO_2 + 2\,H_2$.

Theoretisch werden also bei dieser Gärung auf 2 Volumina CO_2 zwei Volumina H_2 gebildet. Die Angaben über die tatsächlich gefundenen Mengenverhältnisse schwanken jedoch beträchtlich. So fanden Grafsberger und Schattenfroh[1]) in einem Fall die Gärungsgase zusammengesetzt aus 17,25% CO_2 und 82,75% H_2, in anderen Analysen:

CO_2 : 27,5; 34,77%[2])
H_2 : 72,5; 65,23%,

also stets den H_2 in weit überwiegender Menge.[3])

Klug[4]) gibt für die Buttersäuregärung die Mengen von CO_2 und H_2 also im Verhältnis von $3\,CO_2 : 4\,H_2$ stehend an, also ebenfalls den Wasserstoff als überwiegend. Ob man nun aber diese gefundenen Verhältnismengen von $CO_2 : H_2$ oder die theoretisch aus der oben gegebenen Gleichung abzuleitenden zugrunde legt, immer weicheu sie weit von dem in meinen Versuchen mit grofser Regelmäfsigkeit beobachteten Verhältnis ab, welches $1\,CO_2 : \frac{1}{2}\,H_2$ beträgt.

Bei der grofsen Konstanz der Ergebnisse meiner Versuche ist es aber nicht angängig, trotzdem die Relation der Buttersäuregärung zugrunde zu legen, da zudem eine entsprechende Abnahme des Zuckers nicht hat konstatiert werden können

---

20° C. ausgeführt wurden, also von dieser Seite schon an sich nicht die günstigsten Bedingungen für die Buttersäuregärung vorlagen. Vgl. auch Schattenfroh und Grasberger, Arch. f. Hyg., 1900, Bd. 37 S. 68 und 1902, Bd. 42 S. 251.

1) Arch. f. Hyg., 1902, Bd. 42 S. 264.

2) Arch. f. Hyg., 1900, Bd. 37 S. 94.

3) Andere Mengenverhältnisse sind z. B. für den Rauschbrandbazillus angegeben, welcher nach Bovet 86% CO_2 neben verhältnismäfsig wenig (unter 14%) H_2 bildet (Czapek, Bioch. d. Pflanzen, 1905, Bd. 2 S. 492).

4) Klug, Pflügers Arch., 1898, Bd. 70 S. 343. In den Versuchen von Klug über Gasentwicklung bei Pankreasverdauung fand derselbe neben CO_2 häufig (doch nicht stets) auch H_2, nie Methan. Die Mengenverhältnisse wechselten sehr stark (S. 344), so dafs sich aus diesen kein Schlufs auf den ursächlichen Vorgang ziehen liefs.

(s. unten)[1]). Es ist vielmehr das bei weitem besser Begründete, eine Spaltung als Ursache zu erwarten, welche dem gegebenen Verhältnis tatsächlich entspricht. Diesem Verhältnis würde genau die Spaltung der Karboxylgruppe entsprechen:

$$\cdot COOH = CO_2 + H.$$

Um diese Frage weiter aufzuklären, ist es notwendig, zu untersuchen, ob und welche Stoffe bei der beobachteten Gasbildung abnehmen bzw. verschwinden. Ich habe diesbezügliche Bestimmungen über Kohlehydrat und über Fett gemacht.

Was die Bestimmungen des Gehaltes an Kohlehydraten betrifft, so liegen entscheidende Versuche vor, welche zeigen, dafs diese unmöglich die Quelle der gebildeten CO_2 und H_2 sein können.

1) Es bleibt die Möglichkeit, dafs etwa Milchsäure hierzu das Material geliefert hätte. Ich habe keinen Anhaltspunkt dafür erhalten können, dafs diese Säure in nennenswerter Menge im Brei vorgebildet enthalten war. Unverständlich wäre es in diesem Falle, dafs die Buttersäuregärung zwar die Milchsäure, nicht aber das ebenfalls vorhandene Kohlehydrat angegriffen hätte.

Bekanntlich ist durch Liebig (Chem. Briefe, 1865, S. 286) bei der Zersetzung von Leberstücken, die mit warmem Wasser zusammengebracht waren, das Auftreten von Wasserstoff in beträchtlicher Menge beobachtet worden.

Vor einigen Jahren hat Magnus-Levy (Hofmeisters Beiträge, 1902, Bd. 2 S. 277 und 281) diesen Befund bei der (antiseptischen) Autolyse der Leber von Kaninchen und Hund bestätigt. Er erhielt von

	Hundeleber 1 Tag ccm	2 Tage ccm	Kaninchen-leber ccm
CO_2	58,4	65,9	37,3
H_2	34,5	22,1	36,1

Magnus-Levy bezieht seine Beobachtung auf eine Buttersäuregärung der Milchsäure. Dafs die Mengenverhältnisse zu dieser Auffassung bei der Hundeleber gar nicht stimmen, erklärte er mit einem teilweisen sofortigen Weiterverbrauch des Wasserstoffs. Ich möchte nur bemerken, dafs, wenn diese Gase einem einheitlichen Prozefs im Lebergewebe ihre Entstehung verdanken, wenigstens für die Gase der Hundeleber eine Analogie mit meinen Befunden zu diskutieren ist.

Es wird dies bewiesen:

1. Durch Versuch 17, in welchem zu Beginn des Versuches nur Spuren von Dextrose — jedenfalls unter 8 mg — in dem Brei enthalten waren. Dabei wurden gebildet allein in den ersten 24 Stunden 49 Min.:

14,8 ccm CO_2 (= etwa 29 mg CO_2)
8,0 » H_2 (= etwa 0,7 » H_2).

Schon für den ersten Tag hätte also das Kohlehydrat unmöglich auch nur zur Gasbildung ausgereicht.

2. Zeigen dies besonders deutlich die Zuckerbestimmungen der folgenden Versuche

	Dauer	Zuckerdifferenz gegen den Anfang	Dabei CO_2 in dieser Zeit gebildet	
	Stunde	mg	ccm	mg (etwa)
15 a	42½	+ 22,9	8,8	7,5
16 a	74	— 21,1	24,8	49
32 b	3,25	± 0	4,0	8

Auch in diesen Versuchen ist eine Zuckerzersetzung entweder direkt ausgeschlossen oder, wo eine sehr geringe vorliegt, hätte sie nicht ausgereicht, um im anoxybiotischen Versuch die gefundene CO_2 zu liefern. Es lassen somit die von mir ausgeführten Zuckerbestimmungen keinen Zweifel, dafs Zucker (bzw. Kohlehydrat) nicht die Quelle der gebildeten Gase sein kann.

Mit diesem negativen Ergebnis in bezug auf Kohlehydrate und ihnen entsprechende Gärungen stimmt es völlig überein, dafs ich in den intakten, sich entwickelnden Puppen ebenfalls keine Kohlehydratzehrung habe feststellen können, die über diejenige hinausgegangen wäre, welche zur Erklärung der Chitinbildung erforderlich war.[1])

Ein anderes Ergebnis bildete die Bestimmung der Fette (des Petrolätherextraktes) vor und nach den Versuchen.

1) Weinland, Zeitschr. f. Biol. 1905, Bd. 47 a. a. O.

Es steht mir zur Beantwortung dieser Frage bis jetzt nur ein Versuch[1]) zur Verfügung:

Versuch 19. Versuchsdauer 4 Tage 19 Stunden; gebildete Gasmengen:

CO_2		50,0 ccm
	+ berechnet	26,0 » (s. Versuchsprotokoll S. 108)
		76,0 ccm CO_2 = etwa 128 mg.
H_2		31,9 ccm
	berechnet	16,6 »
		48,5 ccm H_2 = etwa 3,7 mg.

Insgesamt 125,1 ccm Gas = etwa 131,7 mg.

Fettgehalt (Petrolätherextrakt): zu Beginn 0,9683 g
zu Ende 0,6021 »

Es sind somit während des Versuches 0,3662 g Petrolätherextrakt verschwunden.

Dies ist eine verhältnismäfsig grofse Fettmenge. Dabei enthielt das Petrolätherextrakt am Ende des Versuches unverseifbare Bestandteile nur in einer Menge, die gegen den Anfang nicht gesteigert ist, und für die ganze Betrachtung beiseite gelassen werden mufs.

Es ist nun zu erörtern, ob dieser Fettverlust mit dem gebildeten Gas in ursächlicher Beziehung stehen kann. Bei der Untersuchung, wie diese Fettmenge zersetzt worden sei, ist zunächst die Vorstellung auszuschliefsen, dafs es sich dabei um eine vollständige Verbrennung zu Kohlensäure und Wasser handeln könnte. Hierfür fehlte bei den anoxybiotischen Versuchen ohne jeden Zweifel die nötige grofse Menge Sauerstoff von etwa 1 g[2]) (s. S. 110), wie u. a. auch das Auftreten von Wasserstoff bei dem Prozefs beweist; die dabei zu erwartende Menge von CO_2 würde ebenfalls etwa 1 g betragen, also etwa das Siebenfache der Gefundenen.

Nachdem diese Art der Zersetzung des Fettes als unmöglich erkannt ist, entsteht zunächst die Frage, ob Fettsäure so zu Zerfall kommen kann, dafs dabei CO_2 und H_2 frei werden.

1) Ich hoffe, weitere diesbezügliche Bestimmungen, sobald mir wieder Material zugänglich ist, ausführen zu können.

2) Für 1 g Mol. (256 g) Palmitinsäure $C_{16}H_{32}O_2$ wären erforderlich 23 Mol. O_2 = 736 g O_2, also etwa das Dreifache des Gewichts der Palmitinsäure an O_2.

Ich lege in folgendem Palmitinsäure zugrunde, da diese im Fett der Maden reichlich vorhanden ist. Es läfst sich nun eine Spaltung der Fettsäure in folgender Weise denken:

$$C_{15}H_{31} \cdot COOH = C_{15}H_{31} \cdot + \cdot COOH,$$

wobei das abgetrennte Karboxylradikal weiter zerfällt:

$$COOH = CO_2 + H.$$

Bei dieser Spaltung wird auf ein Molekül CO_2 ein Atom H, d. h. ein halb Molekül H_2, gebildet, wie es in meinen Versuchen zur Beobachtung kam.

Berechne ich, wieviel CO_2 und H_2 auf diese Weise aus 0,3662 g Palmitinsäure entstehen können, so finde ich, da auf 256 g Palmitinsäure 45 g (CO_2 + H) entstehen, für 0,3662 g Palmitinsäure 64,4 mg ($CO_2 + H_2$) bzw. 63,0 mg CO_2. Dagegen habe ich an Gas gefunden, etwa 131,7 mg, bzw. 128 mg CO_2. Es ist also eine solche einmalige Spaltung der Fettsäure des verschwundenen Petrolätherextraktes sicher nicht ausreichend, um die gebildete Gasmenge zu erklären. Sie genügt nur für etwa die Hälfte dieser Menge, und es ist die neue Frage, woher die übrige Hälfte des Gasgemenges stammt. Es sind hierfür verschiedene Antworten möglich. Zunächst wird man geneigt sein, auch hierbei eine Spaltung des Karboxylradikals als zugrunde liegend anzunehmen und andere Hypothesen als weniger begründet in die zweite Linie der Möglichkeiten zu rücken. Unter dieser Voraussetzung ist besonders an zwei Möglichkeiten zu denken:

1. Ich habe schon öfter auf die verhältnismäfsig grofse Fähigkeit aufmerksam gemacht, die der Brei besitzt, O_2 zu binden, sowie auch darauf, dafs er sich bei diesem Vorgang bräunt und dafs diese Bräunung bei O_2-Mangel allmählich wieder zurückgeht. Es scheint nun möglich, anzunehmen, dafs dieser O_2, der im Gewebe aufgespeichert ist, dazu verwendet wird, um den Alkylrest des Fettsäuremoleküls wieder zu Fettsäure zu oxydieren, so dafs die Zersetzung der Fettsäure von neuem eintreten kann. Denkt man sich diesen Prozefs nur einmal wiederholt, so dafs also aus dem Alkylrest

$$C_{14}\,H_{29}\,CH_2 \cdot \text{ entsteht } C_{14}\,H_{29}\,COOH,$$

so genügt dies, um weitere 64,4 mg ($CO_2 + H_2$) zu liefern. Die

Menge des erforderlichen O_2 für diesen Zweck für die übrig bleibende Hälfte ist, wenn man denselben aus O_2 ableitet, eine beträchtliche, sie beträgt über 30 ccm.

Ob es möglich ist, dafs so viel O_2 in 18,6 g Brei von Puppen, die an der Luft zerrieben wurden und sich gebräunt haben, enthalten ist, kann ich nicht entscheiden. Jedenfalls scheint es, nachdem, was z. Z. bekannt ist, nicht völlig ausgeschlossen, wenn es auch nicht als wahrscheinlich anzusehen sein wird. Auch ist vielleicht daran zu denken, ob nicht anderen Verbindungen, z. B. dem sauerstoffreichen Zucker, Sauerstoff entzogen werden kann (vgl. oben S. 125 sein Verschwinden nach dem dritten Versuchstage!); auch an eine Mitwirkung des Wassers kann gedacht werden.

Es wäre im Fall, dafs diese Vorstellung richtig ist, an den verschwundenen 0,3662 g Fett neben dem C Atom 16 auch das C Atom 15 der Kette in Form von Kohlensäure neben Wasserstoff abgespalten worden. Weiter hätte der disponible Vorrat an Sauerstoff nicht gereicht, und der Prozefs wäre (aus diesem Grunde?) allmählich zum Stehen gekommen. Welches das Schicksal des übriggebliebenen Restes der Kette ist, kann ich nicht angeben. Vielleicht bietet es Interesse, darauf hinzuweisen, dafs im Wachs der Bienen hohe Paraffine, Heptacosan $C_{27} H_{56}$ und Hentriakontan $C_{31} H_{64}$ nachgewiesen sind, sowie, dafs das Insektenwachs von Coccus ceriferus in China in Äther und Petroläther nur äufserst wenig löslich ist.[1])

Neben der eben ausgeführten Möglichkeit ist eine zweite nicht zu übergehen, welche dahin geht, dafs Karboxylgruppen anderer Säuren, z. B. von Dicarbonsäuren, Aminosäuren usw., die nicht ätherlöslich sind, abgespalten wurden und zur Bildung von CO_2 und H_2 in den ausgeführten Mengeverhältnissen Veranlassung gaben.

Bis auf weiteres mufs ich beide Möglichkeiten als bestehend ansehen und kann nicht entscheiden, ob nicht neben Fettsäure und event. wieder zu Fettsäure oxydierten Alkylresten auch nicht ätherlösliche Stoffe, die eine Karboxylgruppe enthalten, an der beobachteten Erscheinung beteiligt sind.

1) Benedikt-Ulzer, a. a. O. S. 644.

Die bisherigen Erörterungen zeigen, dafs nichts der Vorstellung widerspricht, dafs die Bildung der beiden Gase in meinen Versuchen in erster Linie — und wenigstens für einen Teil zweifellos — der Spaltung von Fettsäuren, in zweiter Linie vielleicht auch der Spaltung anderer Karbonsäuren ihren Ursprung verdanken. Hiermit stehen die Beobachtungen durchaus im Einklang, die ich über die Vorgänge während der Metamorphose in den Fliegengruppen früher mitgeteilt habe, und welche ergeben haben, dafs bei weitem in überwiegender Menge das Fett die Kosten der Metamorphose bestreitet. Die mitgeteilten Versuche würden die erste Etappe des Weges zeigen, auf welchem diese Zersetzung des Fettes im Körper der sich metamorphosierenden Made bzw. Fliege vor sich geht.

Über den Weg, den die Zersetzung der Fettsäure im Organismus des höheren Tieres nimmt, ist nur wenig bekannt. Pflüger, Rumpf u. a. haben vermutet, dafs derselbe über die Bildung von Zucker gehe. Beim Keimen ölhaltiger Samen (Helianthus, Ricinus) konnte v. Fürth[1]) keine Anhaltspunkte dafür gewinnen, dafs eine ausgiebige Umwandlung normaler Fettsäuren in Oxyfettsäuren sich vollziehe; ebenso wenig konnte er das Auftreten kürzerer Kohlenstoffketten nachweisen, oder die Bildung von Zucker aus Fett bestätigen.

Nachdem ich habe zeigen können, dafs die Abspaltung und der Zerfall des Karboxylradikals am Fettsäuremolekül als die wahrscheinliche Quelle der beobachteten Gase anzusehen sind, möchte ich die Frage besprechen, ob nicht analoge Zersetzungen schon bekannt seien, und ich will hier einige solche Zersetzungen erwähnen, welche mir besonders charakteristisch zu sein scheinen.

Zunächst werde ein Beispiel mitgeteilt, das durch eine anorganische Ursache bewirkt wird.

Saint-Claire Deville und Debray[2]) sahen durch fein verteiltes Rhodium, ebenso durch Iridium und Ruthenium, eine

1) v. Fürth, Hofmeisters Beiträge 1904, Bd. 4 S. 430.

2) Saint-Claire Deville et Debray, Compt rend. 1874, t. 78b p. 1782.

Spaltung von Ameisensäure eintreten in H_2 und CO_2 im gleichen Volumen:

$$HCOOH = CO_2 + H_2.$$

Bei der Reaktion wurde Wärme frei. Mit der Zeit zeigte diese Wirkung eine Abschwächung, nach Waschen und Trocknen des Metalls an der Luft kehrte die Wirkung wieder zurück.

Dies ist im Prinzip völlig derselbe Prozefs wie der von mir beobachtete, dafs dabei H_2 und CO_2 in gleichen Voluminibus gebildet werden, ist dadurch bedingt, dafs bei der Ameisensäure nach Abspaltung des Karboxylradikals ein Atom H als der ganze »Alkylrest« der Kette übrigbleibt, und dafs dieses nunmehr mit dem zweiten Atom H (von der Karboxylgruppe) zu einem Molekül zusammentritt.

Diese Spaltung der Ameisensäure dürfte für die Deutung der Ergebnisse meiner Versuche besonders deshalb von Wert sein, weil sie zeigt, dafs auch in dem vorliegenden Fall das anorganische Agens ebenso wie z. B. bei der Spaltung von Amylum durch Säure und durch Diastase völlig dasselbe leistet wie das organische Agens.

Ein weiterer Vorgang, auf den ich hier kurz hinweisen möchte, ist die Spaltung von Essigsäure bzw. ihrer Salze durch den elektrischen Strom. (Kolbe[1]):

$$2\ CH_3COOH = CH_3CH_3 + 2\ CO_2 + H_2.$$

Hier zeigen die Volumverhältnisse von $CO_2 : H_2$ die von mir beobachtete Relation von 2:1.

Ein weiteres hier zu nennendes Analogon ist von Hoppe-Seyler beobachtet worden.[2]) Hoppe-Seyler fand, dafs Essigsäure im anaëroben Versuch mit bestimmten Flufsschlammbakterien einer Gärung unterliegt, welche unter Bildung von CO_2 und CH_4 einhergeht (völlig ohne Wasserstoffbildung):

$$CH_3COOH = CH_3H + CO_2.$$

---

1) Kolbe, Annalen d. Chem. 1849, Bd. 69 S. 257. Vgl. Viktor Meyer u. Jacobson, Organische Chemie 1893, Bd. 1 S. 127.

2) F. Hoppe-Seyler, Die Methangärung der Essigsäure. Zeitschr. f. phys. Chemie 1887, Bd. 11 S. 561.

Da Hoppe-Seyler seine Versuche mit dem Kalksalz der Essigsäure anstellte, waren die Volumverhältnisse der gebildeten Gase andere, entsprechend der Gleichung:

$$(CH_3COO)_2Ca + H_2O = CaCO_3 + CO_2 + (CH_4)_2.$$

Es mufste also das Methan $^2/_3$ des Gasvolumens ausmachen, ein Mengenverhältnis, das in den Versuchen ziemlich erreicht wurde. (In meinen Versuchen entspricht das Mengeverhältnis der Gase einem Vorgang, der an einer freien Säure, ohne Bindung eines Teiles der CO_2 an ein Alkali vor sich geht.)

Ebenso wird ferner durch die Bakterien des Schlammes Ameisensäure (als Kalksalz) in CO_2 und H_2 zerlegt. Es findet also derselbe Vorgang statt, wie der oben für das anorganische Ferment Rhodium beschriebene.

Auch eine Spaltung von Milchsäure (als Kalksalz) durch den bakterienhaltigen Schlamm sah Hoppe-Seyler vor sich gehen, unter Bildung von H_2 und CO_2, in welchem Mengeverhältnis, ist nicht angegeben. Bei dieser Gärung entstand Essigsäure. Der nach Abspaltung der Karboxylgruppe übrigbleibende Rest wurde demnach wieder zu einer Karbonsäure oxydiert. Die Essigsäure zerfiel weiter (wie oben) in CH_4 und CO_2.

Diese verschiedenen Befunde (vergl. hierzu meine Vermutung einer Oxydation des Alkylrestes!) Hoppe-Seylers scheinen mir prinzipiell mit der von mir beobachteten Karboxylasewirkung identisch zu sein.

Auch im tierischen Organismus ist die Abspaltung einer Karboxylgruppe nicht selten. Ich erinnere z. B. an die Bildung von Homogentisinsäure aus Uroleucinsäure

```
        H                    H
        C                    C
   HC /   \ COH         HC /   \ COH
                  →
  HOC \   / CH         HOC \   / CH
        C                    C
        CH₂                  CH₂
        CHOH                 COOH
        COOH
```

Ferner von Azeton aus Azetessigsäure:

$$CH_3 \cdot CO \cdot CH_2 \cdot COOH \rightarrow CH_3 \cdot CO \cdot CH_3,$$

an die Bildung von Indoxyl aus Ortonitropropiolsäure (siehe unten), u. a. In letzter Zeit fanden A. Löwy und Neuberg[1]) beim Cystinuriker nach Verabreichung von Lysin Pentamethylendiamin

$$CH_2NH_2(CH_2)_3CHNH_2COOH \rightarrow CH_2NH_2(CH_2)_3CH_2NH_2,$$

ferner nach Verabreichung von Arginin Pentamethylendiamin:

$$C \begin{cases} NH_2 \\ =NH \\ HN\ CH_2\ (CH_2)_2\ CHNH_2\ COOH \end{cases} \rightarrow NH_2\ CH_2\ (CH_2)_3\ CH_2\ NH_2;$$

es trat also in beiden Fällen eine Abspaltung des Karboxylradikals ein, ebenso wie in dem von mir an der Fettsäure beobachteten Vorgang.

Man wird daran denken, ob in diesen Fällen ähnliche Prozesse vorliegen. Es soll jedoch mit diesem durchaus nicht vermutet sein, dafs nun in allen Prozessen, in welchen eine der von mir beobachteten gleiche Zersetzung eines Körpers stattfindet, der ein Karboxylradikal enthält, genau dieselbe Ursache wirkend sei. Ich kann es z. B. sehr wohl für möglich halten, dafs es sich hierbei um verschiedene Fermentwirkungen handelt; besonders mit Hinsicht auf die sonstige spezifische Wirkung von Fermenten ist dies zu diskutieren.

Als besonders bemerkenswertes Ergebnis meiner Versuche möchte ich noch hervorheben, dafs nach denselben angenommen werden mufs, dafs der tierische Organismus Wasserstoff in statu nascendi bilden kann, und dafs demzufolge sein Vermögen, sehr intensive Reduktionen zu bewirken, weniger auffallend erscheinen dürfte. Ich erinnere z. B. an die Reduktion von Orthonitrophenylpropiolsäure zu Indoxyl bzw. Indoxylschwefelsäure.[2])

$$NO_2\ C_6H_4\ C \vdots C\ COOH \rightarrow C_6H_4 \begin{cases} COH \\ \parallel \\ CH \\ | \\ NH \end{cases}$$

---

1) Löwy u. Neuberg, Zeitschr. f. phys. Chemie 1904, Bd. 43 S. 343 und S. 352.

2) G. Hoppe-Seyler, Zeitschr. f. phys. Chemie 1882/83, Bd. 7 S. 178 u. S. 403; 1883, Bd. 8 S. 79.

An der beobachteten Wirkung auf die Karboxylgruppe ist vielleicht noch auf die Tatsache hinzuweisen, dafs der abgespaltene Wasserstoff nicht an den Fettsäurerest tritt und so zur Bildung eines Paraffins Veranlassung gibt. Es dürfte dies für die weitere Oxydation des Fettsäurerestes von grofser Bedeutung sein, indem der nunmehr am Ende der Kette vorliegende ungesättigte Rest CH_2 leichter einer Oxydation zugänglich ist als die Methylgruppe, die im andern Fall sich bilden würde.[1]) Ich möchte in diesem Zusammenhang übrigens noch auf eine Beobachtung hinweisen (s. S. 139), die ich in den oxybiotischen Schüttelversuchen bei Zufuhr reichlichen Sauerstoffes machte: selbst hier waren hier und da noch kleine H_2-Mengen nachweisbar.

II. Die oxybiotischen Prozesse im Brei.

Ich habe nach der Besprechung der anoxybiotischen Versuche die Ergebnisse der oxybiotischen zu untersuchen. Ich kann es bei diesen Versuchen unterlassen, die Frage nach der Bakterienwirkung nochmals zu behandeln, da diese im vorherigen ausführlich erörtert worden ist. Die dort gebrachten Gründe gelten, wie z. T. schon erwähnt wurde, alle auch für die oxybiotischen Versuche.

Des weiteren unterlasse ich es, die Menge des verbrauchten Sauerstoffes zu erörtern, und möchte mir dies für eine spätere Mitteilung vorbehalten. An dieser Stelle will ich die oxybiotischen Versuche nur so weit besprechen, als sie eine Beziehung haben zu den anoxybiotischen Zersetzungen. Eine solche Beziehung scheint mir für das Schicksal des gebildeten Wasserstoffes vorzuliegen.

Ich stelle in der folgenden Tabelle die in den verschiedenen oxybiotischen Versuchen gefundene Menge von CO_2 (und H_2) zusammen; alle diese Versuche sind kurzdauernd (einige Stunden bis höchstens 1 Tag) und wurden im Schüttelrezipienten mit Quecksilber ausgeführt (s. S. 95, 113 ff.!).

1) Es sei hier an verhältnismäfsig schwierige Oxydierbarkeit des Azetons erinnert. F. Müller, 16. Kongr. f. inn. Med. 1893; L. Schwarz, Zeitschr. f. physiol. Chemie 1897, Bd. 40 S. 168.

Versuch	Zugesetztes Gas	Breimenge g	Versuchsdauer Stunden	Gefunden CO_2 ccm	Gefunden H_2 ccm	
20 b	Luft	11,61	5	5,7	?	
24	»	22,82	6	?	0	
25	»	17,06	4,25	4,0	0,1	
23	O_2	22,20	19,75	2,7	0	
28	»	18,62	20,80	4,6	0,2	
30	»	16,53	18,25	3,8	0,4	
32 a	»	13,72	etwa 24	5,0	0,8	Steht mehrere
33	»	10,0	» 24	9,7	0,4	Stunden still

Aus diesen Versuchen ergibt sich:

1. wie bei den anoxybiotischen Versuchen eine beträchtliche Produktion von CO_2 während des Schüttelns. Dagegen ist

2. die H_2-Produktion wesentlich abweichend von derjenigen bei den anoxybiotischen Versuchen: In 4 von den 7 Versuchen, in welchen der Wasserstoff bestimmt wurde, findet sich kein Wasserstoff bzw. nur Spuren, die in die Fehlergrenzen fallen. In 3 weiteren Versuchen sind deutlich erkennbare Wasserstoffmengen nachzuweisen, aber auch diese bleiben weit hinter den Mengen zurück, die in den anoxybiotischen Versuchen beobachtet wurden und die den CO_2-Mengen, wenn man den Mafsstab jener Versuche zugrunde legt, entsprechen würden. Der höchste Wert ist 0,8 ccm H_2 auf 5,0 ccm CO_2. Diese 3 Versuche sind, wie ich hier bemerken möchte, mit besonders alten, hart am Ausschlüpfen stehenden Puppen bzw. mit schon reifen Fliegen angestellt, und es ist möglich, dafs im entwickelten Tier (der Fliege) die chemischen Prozesse nicht ebenso ablaufen wie im Tier während der Metamorphose.[1])

Jedenfalls ergeben die angegebenen Versuche übereinstimmend, dafs die Wasserstoffmenge bei Gegenwart von Sauerstoff im Schüttelversuch gegenüber der im anoxybiotischen Versuch beobachteten aufserordentlich verkleinert ist, bzw. dafs der Wasserstoff vollständig fehlt.

Man kann für diese Erscheinung verschiedene Deutungen geben, z. B. annehmen, dafs hier überhaupt keine nennenswerte

1) Weinland, Zeitschr. f. Biol. 1905, Bd. 47 S. 282.

Karboxylasewirkung zustande kommt. Einen Grund hierfür anzugeben dürfte weniger leicht sein. Näher liegt es vielleicht, anzunehmen, dafs in diesen Versuchen der anoxybiotische Karboxylasevorgang im wesentlichen die weitere Fortführung erfährt, die er im lebenden Tiere erhielt, d. h. dafs der gebildete Wasserstoff hier mit Hilfe des disponiblen Sauerstoffs direkt oder indirekt oxydiert wird; ob man dabei an eine Bildung von Wasser denken soll, lasse ich unentschieden; es ist dies durch besondere Versuche zu prüfen.

Fasse ich (ohne die Methodik nochmals zu berühren) die wesentlichen Ergebnisse der mitgeteilten Versuche zusammen, so erhalte ich:

Im Brei der Puppen von Calliphora findet regelmäfsig eine Gasbildung statt; diese Gasbildung ist nicht durch Bakterien veranlafst.

Das gebildete Gas besteht aus 2 Volumen CO_2 und 1 Volumen H_2, entspricht also in seiner Zusammensetzung dem Karboxylradikal · COOH.

Das Gas wird sicher nicht aus dem Kohlehydrat, das im Brei enthalten ist, gebildet.

Das Gas wird — zum mindesten teilweise, vielleicht vollständig — aus den Fettsäuren des Fettes vermutlich durch Abspalten und Zerfall des Karboxylradikals gebildet:

$$C_{15}H_{31}COOH = C_{15}H_{31} \cdot + CO_2 + H.$$

Analoge Erscheinungen werden durch fein verteiltes Rhodium und Iridium an der Ameisensäure bewirkt; es liegt somit ein anorganisches Beispiel für die gefundene Wirkung vor.

Wird der Brei der Tiere mit Luft bzw. Sauerstoff (unter Zusatz von Quecksilber) geschüttelt, so wird zwar ebenfalls Kohlensäure gebildet, Wasserstoff tritt jedoch nur in sehr geringem Mafse auf oder fehlt vollständig. Es ist möglich, dafs er bei dieser Versuchsanordnung der im intakten Tier normalen Oxydation verfällt.

Es ist zu bemerken, dafs der tierische Organismus, der imstande ist Wasserstoff zu bilden, in diesem Wasserstoff in statu nascendi ein sehr starkes Reduktionsmittel besitzt.

Nachruf auf Richard Neumeister.

Am 24. Dezember des vorigen Jahres ist Rich. Neumeister in Dresden gestorben; durch eine Reihe von Jahren ist der Verstorbene ein sehr fruchtbarer und fleifsiger Mitarbeiter der Zeitschrift für Biologie gewesen; es möge deshalb an dieser Stelle ein kurzes Gedenkblatt für ihn seine Stelle finden.

Neumeister war im Jahre 1854 in Berlin geboren; er wandte sich anfangs dem militärischen Berufe zu, studierte darauf Chemie und Naturwissenschaften sowie im Anschlufs hieran im Laboratorium von W. Kühne in Heidelberg physiologische Chemie. Eine kurze Zeit darauf war er Dozent für physiologische Chemie unter Fick in Würzburg und übernahm im Jahre 1892 die Vorstandschaft des chemischen Laboratoriums des Physiologischen Institutes in Jena. Im Jahre 1897 legte er dieses Amt nieder und wandte sich der praktischen Medizin zu. Die letzten Jahre seines Lebens lebte Neumeister in Cossebaude bei Dresden, häufig durch seine schwankende Gesundheit in seinen, in diesen Jahren besonders philosophischen, Studien gestört. Er erlag im 52. Jahre seines Lebens einer Blinddarmentzündung.

Die Lehre von den Lebensvorgängen verdankt Rich. Neumeister eine Reihe sorgfältiger und wichtiger Untersuchungen, welche er von der Mitte der 80er bis zum Ende der 90er Jahre des vorigen Jahrhunderts ausgeführt hat; der gröfste Teil derselben wurde in dieser Zeitschrift niedergelegt.

Neumeister hat sich bei seinen Arbeiten zunächst an seinen Lehrer W. Kühne in Heidelberg angeschlossen und die

Probleme verfolgt, die das Verhalten der Eiweifskörper im tierischen Körper betreffen. Er hat es sich besonders zur Aufgabe gemacht, die ersten Produkte der Einwirkung der proteolytischen Fermente, darunter auch des Papayotins sowie anderer spaltender Agentien z. B. von gespanntem Wasserdampf, auf die verschiedenen Eiweifskörper genau zu unterscheiden, zu charakterisieren und zu trennen, um auf diesem Wege in die Kenntnis der chemischen Natur der Eiweifskörper einzudringen.

Sodann hat Neumeister die hieran sich schliefsende Frage untersucht, wie es sich mit der Resorption der verschiedenen Eiweifsstoffe und ihrer Spaltungsprodukte im Körper verhält. Er hat dabei u. a. die intensive Veränderung bzw. Spaltung (Neumeister konnte bei seinen Versuchen die Bildung von Leucin beobachten) von Peptonlösungen durch Darmstückchen nachgewiesen. Auch zu der von Seegen vertretenen Ansicht, dafs die Peptone (z. B. mit Lebergewebe digeriert) zur Zuckerbildung Material liefern, nahm er in seinen Versuchen Stellung; er konnte die Befunde von Seegen nicht bestätigen; ebensowenig konnte er sich von dem Vorkommen von Peptonen und Albumosen im Blut überzeugen.

Des weiteren hat Neumeister das Verhalten der Eiweifskörper und ihrer Spaltprodukte untersucht, wenn sie mit Umgehung des Darmes dem Organismus zugeführt werden. Er beobachtete, dafs zahlreiche von denselben, z. B. Hühnereiweifs, Albumosen, Peptone, Atmidalbumin und andere unter diesen Bedingungen im Harn auftreten.

Auch auf das Gebiet der vergleichenden Physiologie hat Neumeister seine Untersuchungen ausgedehnt, indem er z. B. keimende Pflanzen und Pflanzensamen auf ihren Gehalt an proteolytischen Fermenten untersuchte und u. a. zeigte, dafs die Samen niemals ein derartiges Ferment enthalten, wohl aber, in vielen Fällen, die jungen Keimlinge.

Endlich hat Neumeister auch den Endprodukten der Eiweifszersetzung im Tierkörper seine Aufmerksamkeit zugewendet und bei einer besonders prägnanten monotremen Säuge-

tierform, dem Ameisenigel (Echidna), darüber Beobachtungen zu machen Gelegenheit genommen.

Dem Studium der Eiweifskörper im weiteren Sinne ist Neumeister stets treu geblieben, vielleicht weil er sie gerade als am engsten mit dem Lebensprozefs verknüpft dachte. Ein wesentlicher Fortschritt ist durch seine mühevolle Arbeit auf dem von ihm bebauten Gebiete erzielt worden.

Neben diesen experimentellen Untersuchungen hat Neumeister eine sehr erfolgreiche sammelnde und kombinierende Tätigkeit ausgeübt. Sein »Lehrbuch der physiologischen Chemie mit Berücksichtigung der pathologischen Verhältnisse«, das im Jahre 1897 in zweiter Auflage erschienen ist, hat sich eine sehr grofse Verbreitung erworben.

Die Anschauungen, die sich in Neumeister im Laufe seiner Arbeiten auf physiologischem Gebiete gebildet haben, hat er im Jahre 1903 zusammengefafst in »Betrachtungen über das Wesen der Lebenserscheinungen, ein Beitrag zum Begriff des Protoplasmas«. Die Zukunft wird entscheiden, ob er mit den Auffassungen, zu denen er dabei gelangt ist, den Weg betreten bzw. gezeigt hat, der zu gründlicherem Verständnis der Lebenserscheinungen führt.

Eine grofse Arbeitskraft, ein in seinen Untersuchungen durch die unparteiische Diskussion, die er auch den eigenen Resultaten angedeihen liefs, durch die sorgfältige Ausführung seiner Versuche vorbildlich wirkender Forscher ist in Neumeister gestorben. Seine Arbeiten haben nachhaltig und dauernd auf die Anschauungen seiner Zeitgenossen eingewirkt, und er wird seinen Platz in der Geschichte der von ihm verfolgten Probleme behalten.

München, den 4. Mai 1906.

Ernst Weinland.

Die Wirkung des dem Tierkörper per os und subkutan zugeführten Traubenzuckers. Mit besonderer Berücksichtigung der Frage von der „Verdauungs-Arbeit“.

Von

Dr. med. **Ernst Heilner.**

(Aus dem physiologischen Institut zu München.)

I. Teil. Historische Entwicklung und heutiger Stand der Frage von der Verdauungsarbeit.

Als um die Mitte des vorigen Jahrhunderts Forscher wie Frerichs, Bidder und Karl Schmidt, C. G. Lehmann und Bischoff Versuche anzustellen begannen über den Einfluſs der Eiweiſsaufnahme auf die Stickstoffausscheidung, beobachteten sie alle bei reichlicher Eiweiſszufuhr eine entsprechende Mehrung des Harnstickstoffes. Diese Feststellungen trugen bekanntlich sehr viel dazu bei, den ersten Teil der Liebigschen Theorie zu entkräften, nach welchem das Eiweiſs der Nahrung nur für das durch die Muskeltätigkeit im »Stoffwechsel« zugrunde gegangene organisierte Eiweiſs eintreten soll. Auſserdem war noch nicht erwiesen, daſs aller Stickstoff der im Körper zersetzten stickstoffhaltigen Stoffe nur im Harn und Kot ausgeschieden wird. C. Voit erst hat dann in vielen Versuchen gezeigt, daſs unter gewissen Umständen ebensoviel N in den Ausscheidungen enthalten ist, als aufgenommen worden war, d. h. er hat das Stickstoffgleichgewicht nachgewiesen und so dargetan, daſs kein N

gasförmig durch die Respiration den Körper verläſst. Durch diese wichtigen Untersuchungen, denen er viele Jahre widmete, hat C. Voit die späteren Untersuchungen überhaupt erst ermöglicht.

Liebigs[1]) Ansicht, daſs die Muskelarbeit die Ursache der Zersetzung von Eiweiſs sei, muſste aber gänzlich fallen, nachdem C. Voit im Verlauf seiner weiteren Untersuchungen unwiderleglich dargetan hatte, daſs auch die intensivste Muskelarbeit als solche keinen gröſseren Eiweiſszerfall im Gefolge habe. Als dann die Tatsache, daſs eine stärkere Eiweiſszufuhr auch eine gröſsere Eiweiſszersetzung bedinge, sich in Widerspruch mit Liebigs Ansicht von der Muskelarbeit als der Ursache der Eiweiſszersetzung setzte, zogen Voit[2]) und Bischoff eine Überlegung in den Kreis ihrer Betrachtungen, die für die im folgenden zu entwickelnde Frage von besonderem historischen Interesse ist. Sie dachten nämlich daran, »die Verdauung und Resorption des Eiweiſses im Darmkanal sowie die Herumbewegung desselben im Körper und die Wegführung der Zersetzungsprodukte, namentlich der gasförmigen, durch die Respiration bedinge eine bedeutende Anstrengung der Darmmuskeln, des Herzens und der Atemmuskeln, infolgedessen ein groſser Teil des aufgenommenen Stoffes zerstört werde,« so daſs die Muskelarbeit, wie Liebig meinte, doch die Ursache des gröſseren Eiweiſszerfalls hätte sein können. Allein bald darauf wurde der Nachweis erbracht, daſs die Muskeltätigkeit als solche ja ganz ohne Einfluſs auf die Eiweiſszersetzung ist. Auſser diesem wichtigsten und allein für sich völlig zureichenden Grunde gegen diese frühere Hypothese von Bischoff und Voit führte C. Voit damals auch eine teleologische Betrachtung ins Feld.[3]) Es wäre, so sagt er, doch eine sehr unvollkommene Maschine, wenn das ganze über den Verbrauch beim Hunger hinausgehende Eiweiſsquantum durch die innere Arbeit, die sie dem Körper aufbürdet, zugrunde ginge. C. Voit war es

1) J. Liebig, Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Physiologie und Pathologie 1842.

2) Bischoff u. Voit, Die Gesetze der Ernährung des Fleischfressers 1860, S. 25. — C. Voit, Physiologie des allgemeinen Stoffwechsels und der Ernährung 1881, S. 271.

3) C. Voit, Handbuch S. 271.

also, der zum ersten Male einem Begriff Ausdruck gab, der späterhin unter dem Worte »Verdauungsarbeit« eine so grofse und vielumstrittene Bedeutung erlangen sollte. 14 Jahre später hat nun C. Speck[1]) bei seinen Untersuchungen über den Einflufs der Nahrung auf Sauerstoffverbrauch und Kohlensäureausscheidung des Menschen eine Steigerung des ganzen Atemprozesses nach der Mittagsmahlzeit in allen seinen Hauptwerten beobachtet: Tatsachen, die schon vorher durch Lavoisier, Vierordt und namentlich durch Pettenkofer und Voit erkannt worden waren. Diese Zunahme sowohl des O-Verbrauches als der CO_2-Ausscheidung betrug gegen die Nüchternwerte des Morgens 25 %. Auch nach dem Frühstück und dem Abendessen liefs sich eine quantitative Steigerung des Gaswechsels erkennen. Er glaubte ferner zu finden, dafs die Verdauungstätigkeit bei Eiweifsnahrung stärker und länger in Anspruch genommen wird als bei jeder anderen. So ist die Steigerung der Oxydation nach einer Fleischmahlzeit ca. 30 %, merklich höher als bei Zucker oder Butter und etwa 4 Stunden nach der Aufnahme vorüber.

Gelegentlich dieser Beobachtungen legte sich nun Speck die Frage vor, »ob die Nahrungsaufnahme in das Blut allein oder vorzugsweise eine vermehrte Oxydation veranlafst oder ob dies vielmehr der Ausdruck der Verdauungsarbeit sei«. Was ihn besonders dazu bestimmte, das zuletzt angeführte Moment für das wirkende zu halten, ist die von ihm gefundene Tatsache, dafs die Steigerung des Atemprozesses sich schon 30 Minuten nach der Mahlzeit einstellte; »denn in dieser kurzen halben Stunde, so schliefst er, ist kaum ein erheblicher Übergang von Nahrungsmaterial aus dem Verdauungskanal in das Blut zu erwarten«. Eine genauere Definition des Wortes Verdauungsarbeit gibt Speck jedoch nicht.

Um diese Zeit hatten sich auch, ohne Kenntnis von Specks Untersuchungen, Zuntz und v. Mering mit der Frage beschäftigt, wodurch die nach Nahrungszufuhr auftretende Steigerung der Stoffzersetzung im Organismus bedingt sei. Nach einer

1) C. Speck, Arch. f. exp. Pathol. u. Pharm. 1874, Bd. 2 S. 405.

im Jahre 1877 erschienenen vorläufigen Mitteilung[1]), welche bereits die wesentlichsten Versuchsresultate enthielt, liefsen sie dann 6 Jahre später die ausführliche Darlegung ihrer Versuche folgen[2]), auf die ich etwas eingehender hinweisen möchte, da sie den Ausgangspunkt der von dieser Schule vertretenen Anschauung bilden. Von der Ansicht ausgehend, »dafs die Stoffwechselsteigerung nach Nahrungszufuhr entweder durch die Vorgänge im Darmkanal oder durch die Wirkung der resorbierten und im Blute zirkulierenden Substanzen verursacht sein kann«, unternahmen sie es, zur Entscheidung dieser Frage dem Tierkörper nährende Substanzen teils in den Darmkanal selbst, teils mit dessen Umgehung einzuverleiben; zu letzterem Zwecke spritzten sie die Nährstoffe direkt in die Blutbahn ein. Dieses Prinzip ist späterhin noch oft angewendet worden. Vorher (1868) hat schon Scheremetjewski[3]) im Ludwigschen Laboratorium denselben Weg eingeschlagen, um »die Änderung des respiratorischen Gasaustausches durch die Zufügung verbrennlicher Moleküle zum kreisenden Blute« zu untersuchen; allein die hiebei erhaltenen Resultate sind für unsere Zwecke nicht gut verwendbar, da gewisse Fehlerquellen unberücksichtigt blieben, über die ich um so eher hinweggehen kann, da sie in der Arbeit von Zuntz und v. Mering eine eingehende Würdigung erfahren haben.

Zuntz und v. Mering fassen die auf Grund zahlreicher Versuche erhaltenen Resultate in folgenden Sätzen zusammen: »Bei direkter Einführung ins Blut sind sowohl stickstofffreie Substanzen (Milchsäure, Buttersäure, Glyzerin, Zucker) wie stickstoffhaltige (Eiereiweifs, reines Pepton) ohne wesentlichen Einflufs auf die Gröfse der Sauerstoffaufnahme. Die Kohlensäureausscheidung ändert sich in dem Sinne, wie es der Verbrennung der betreffenden Substanz durch die konstant bleibende Sauerstoffmenge (? Heilner) entspricht. Die bei Zufuhr von Nahrungsstoffen in

1) Zuntz u. v. Mering, Pflügers Archiv 1877, Bd. 15 S. 634.

2) Zuntz u. v. Mering, Inwiefern beeinflufst Nahrungszufuhr die tierischen Oxydationsprozesse? Pflügers Archiv 1883, Bd. 32 S. 173.

3) Arbeiten der physiolog. Anstalt Leipzig 1868, Bd. 3 S. 154. Diese Versuche Scheremetjewskis finden sich eingehend besprochen bei C. Voit, Zeitschr. f. Biol. 1873, Bd. 9 S. 508 ff.

den Magen auftretende Steigerung des Sauerstoffverbrauches wird im wesentlichen durch die Arbeit des Verdauungsapparates verursacht.«

Die Annahme der beiden Autoren, »dafs die per os eingeführten Nährstoffe im wesentlichen nicht durch ihre Verbrennlichkeit, sondern durch die Arbeit, welche sie dem Darmkanal und seinen Drüsen (Leber etc.) auferlegen, den Sauerstoffverbrauch steigern«, erscheint besonders erhärtet durch die Tatsache, dafs eine starke Mehrung der Sauerstoffaufnahme und der Kohlensäureausscheidung (im Mittel um ca. 10,8 %) auch nach Beibringung unverbrennlicher Abführmittel (schwefelsaures Natron) auftrat. Diese Darlegungen haben durch C. Voit und Rubner eine sorgsame kritische Würdigung erhalten, die ich weiter unten im Zusammenhang wieder aufnehmen werde. Wir vermissen hier zunächst eine genauere Klarlegung des Begriffes Darmarbeit. Zwar wird von einer Tätigkeit des Darmkanales und seiner Drüsen gesprochen, allein der Anteil des einen oder anderen Faktors wird nicht näher erklärt. Als Vertreterin der arbeitenden Drüsen wird nur die Leber genannt; wir wissen nicht, ob und inwieweit das Pankreas, Milz, Niere und die vielen Drüsen der Mundhöhle, des Magens und des Darmes in Betracht kommen. Doch geht aus der genaueren Betrachtung der einschlägigen Abhandlung hervor, dafs die Autoren das Hauptgewicht auf die mechanische Arbeit des Darmschlauches bei der Verdauung zu legen scheinen. In den Versuchen mit Glaubersalz, das gar nicht, und mit Mannit, der sehr schwer oxydierbar ist, wird besonders auf die Peristaltik anregende Wirkung dieser Substanzen hingewiesen und diese Darmmuskelbewegung allein zur Erklärung der hiebei zu beobachtenden erheblichen Steigerung des Sauerstoffkonsums (16 %) herangezogen. Wir werden sehen, wie der Begriff der Darmarbeit im Laufe späterer Untersuchungen immer wortreichere Auslegungen erhält, ohne dafs deshalb das Wirken der einzelnen Komponenten dem Verständnis näher gerückt würde.

Zu im wesentlichen denselben Resultaten wie seine Lehrer gelangt J. Wolfers [1]), ein Schüler von Zuntz, welcher besonders

1) J. Wolfers, Untersuchungen über den Einflufs einiger stickstofffreier Substanzen, speziell des Alkohols, auf den tierischen Stoffwechsel. Pflügers Archiv 1883, Bd. 32 S. 222.

die Wirkung stickstofffreier Substanzen auf den Stoffwechsel untersuchte. Ich hebe besonders folgende These hervor, die er gelegentlich der Ergebnisse seiner Dextrinversuche aufstellt: »Dextrin scheint auch in das Blut eingeführt stark reizend auf den Darmkanal und die Nieren zu wirken und dadurch den Stoffwechsel zu steigern.« Das zum Dextrinversuch verwandte Tier war nämlich, wie das Versuchsprotokoll ausweist, sehr unruhig und hatte nach der Injektion starke Diarrhöe. Während nun das erste Moment, die Unruhe, allein genügen würde zur Hervorbringung der bei diesem Versuch beobachteten Stoffwechselsteigerung, wird doch nur die Darmreizung und die dadurch bewirkte peristaltische Bewegung zur Erklärung dieser Erscheinung herangezogen. Wir sehen also, dafs, nach der Meinung dieser Autoren, die indirekte Anregung der Darmperistaltik zur Auslösung so augenfälliger Wirkung genügt.

Zuntz und v. Mering[1]) haben gelegentlich ihrer schon besprochenen Versuche neben reinem Pepton auch rohes Pepton, d. h. noch ungereinigte Produkte der peptischen Verdauung, welche noch weitere Derivate des Eiweifszerfalles enthielten, zur Injektion in die Blutbahn verwendet. Hiebei fanden sie nun im Gegensatz zum reinen Pepton den Gaswechsel erheblich gesteigert. Diese Angaben wurden weiterhin von Potthast[2]) bestätigt, der diese die Stoffzersetzung steigernde Wirkung weder dem reinen Pepton, noch dem Asparagin, welches er als Typus der bei der Verdauung gebildeten Amidosäuren verwandte, zuschrieb. Er leitet vielmehr diese Wirkung von irgend einem der im rohen Pepton noch enthaltenen Eiweifsderivate ab. Wir werden auf diesen Punkt gelegentlich der Besprechung der spezifisch dynamischen Wirkung der Nahrungsstoffe noch einmal zurückkommen. Der belgische Forscher Leon Fredericq[3]) schliefst sich in seiner Arbeit »Sur la régulation de la temperature« hinsichtlich der wärmesteigernden Wirkung der Nahrungszufuhr im allgemeinen der Auffassung von Zuntz und v. Mering von

1) Zuntz u. v. Mering, a. a. O. S. 199.

2) J. Potthast, Beitr. z. Untersuchung d. Einflusses stickstoffhaltiger Nahrung auf den tierischen Stoffwechsel. Pflügers Arch. 1883, Bd. 32 S. 280.

3) L. Fredericq, Arch. de Biol. 1882, vol. 4 p. 433.

der Verdauungsarbeit als Ursache für sie an. Er legte jedoch das Schwergewicht auf die sekretorische Arbeit der bei der Darmtätigkeit in Aktion tretenden Drüsen. Einige Jahre später berichtet A. Löwy[1]) über zehn Versuche, die er im Zuntzschen Laboratorium hinsichtlich des Einflusses der erhöhten Darmtätigkeit beim Menschen nach wechselnden Gaben von Glaubersalz anstellte. Er fand durchweg eine Steigerung der Stoffzersetzung, die sich in einer Mehrung sowohl der Kohlensäureausscheidung als des Sauerstoffverbrauchs kundgab. In einem Fall erreichte diese Mehrung die enorme Gröfse von 30% für O und CO_2, (Versuch 2 und 9). Löwy führt des weiteren aus, dafs sich der Begriff Darmtätigkeit aus zwei Komponenten zusammensetzt, Darmdrüsen und Darmmuskeltätigkeit, und dafs es schwer sei, den Anteil jeder von beiden an der Wirkung zu präzisieren. Löwy sieht eine Bestätigung seiner Ansicht in den Versuchen von Lehmann und Zuntz an hungernden Menschen. Der Hungerer Cetti[2]) zeigte während der ganzen beobachteten Hungerperiode eine aufserordentliche Konstanz seines Gaswechsels, welche nur an 2 Tagen (am 7. und 8. Hungertage), wie auch Senator besonders erwähnte, eine ziemliche Steigerung (10%) der CO_2-Ausscheidung und des O-Verbrauches aufwies. An diesen Tagen stellten sich nämlich bei der Versuchsperson Darmkoliken ein. Loewy sieht nun in der mit den Kolikschmerzen verbundenen Tätigkeit des Verdauungskanales die alleinige Ursache der erhöhten Stoffzersetzung. Dazu möchte ich bemerken, dafs jedermann, der Gelegenheit gehabt hat, einen an Darmkolik leidenden Menschen zu sehen, beobachtet haben wird, dafs der betreffende Patient sehr häufige und kraftvolle Bewegungen ausführt. Die Gesichtsmuskeln sind verzogen, die Bauchdecken sind straff gespannt, der Patient zieht die Knie an und prefst die Hände mit aller Kraft gegen den schmerzenden Leib. Bekanntlich wird ja letzterer Umstand differential-diagnostisch[3]) gegen Peri-

1) A. Löwy, Über den Einflufs der sal. Abführmittel auf den Gaswechsel des Menschen. Pflügers Archiv 1888, Bd. 43 S. 515.

2) Lehmann u. Zuntz, Berl. klin. Wochenschr. 1887, Nr. 24 S. 429.

3) Leube, Diagnose der inneren Krankheiten 1904, Bd. 1 S. 437.

tonitis in der chirurgischen Praxis verwertet. Der Hungerer Cetti hielt sich nun die ganze übrige Versuchszeit über so ruhig wie möglich und ich glaube mit Sicherheit annehmen zu dürfen, dafs die mit den zweitägigen Beschwerden zusammenhängende unvermeidliche Unruhe und die erwähnten Muskel-Kontraktionen diese Steigerung der Stoffzersetzung hervorgebracht haben.

In seinen Untersuchungen über den Einflufs des Glyzerins, der flüchtigen und festen Fettsäuren auf den Gaswechsel brachte J. Munk[1]) neues Material zu der uns beschäftigenden Frage der Darmarbeit bei. Als Versuchstiere dienten Kaninchen. Munk beobachtete alle Vorsichtsmafsregeln; so arbeitete er, um jede spontane Bewegung auszuschliefsen, am kuraresierten Tiere, ein Vorgehen, dessen Berechtigung Zuntz sowie Otto Frank und Fritz Voit[2]) nachgewiesen haben. Auch befanden sich die Tiere in einem genau auf 36—36,5° C regulierten 0,6proz. Salzwasserbade. Dieses Prinzip haben vorher schon Zuntz und Mehring im Gegensatz zu Scheremetjewski befolgt, in richtiger Erkenntnis der Fehlerquellen, welche durch das beim aufgebundenen Tiere eintretende Absinken der Eigenwärme entstehen. Bei der intravenösen Injektion von buttersaurem Natron fand J. Munk die O-Aufnahme um 7—8% gesteigert. Da er nach der Injektion stets »ein gelindes Ansteigen der Frequenz und eine beträchtliche Zunahme des Umfanges der Herztätigkeit beobachtete, welche während der ganzen Dauer der Einspritzung anhielt und nach Beendigung derselben erst ganz allmählich wieder den normalen Verhältnissen wich«, so schreibt er dieser Erscheinung einen Teil der Stoffwechselsteigernden Wirkung zu. Den gröfsten Anteil legt er der durch die Buttersäure bedingten erhöhten Peristaltik des Darmtraktus zur Last, die also hier wie bei Wolfers indirekt vom Blut aus auf den Darm wirken würde. Er stützte sich hierbei auf die Beobachtung

1) J. Munk, Pflügers Archiv 1890, Bd. 46 S. 303.

2) O. Frank u. Fr. Voit, Der Ablauf der Zersetzungen im tierischen Organismus bei der Ausschaltung der Muskeln durch Kurare. Zeitschr. f. Biol. 1902, Bd. 42 S. 309 ff.

Bokais[1]), der eine direkte Wirkung auf den Darm schon nach sehr kleinen Gaben von Buttersäure nachgewiesen hat.

Wir finden, wie ich vorwegnehmen möchte, in den neueren Arbeiten der Zuntzschen Schule des öfteren Rubner als Anhänger der Zuntz-Meringschen Lehre von der Verdauungsarbeit erwähnt. Wir werden jedoch später bei der Besprechung seines Werkes, in denen er seine früheren Arbeiten resümiert, dartun, dafs er einen durchaus gegensätzlichen Standpunkt vertritt.

Am Eingang einer umfangreichen und sorgfältigen Arbeit über die Gröfse des respiratorischen Gaswechsels unter dem Einflufs der Nahrungsaufnahme entwickelt Magnus-Levy[2]) aufs neue den Begriff Verdauungsarbeit als: Sekretion, Resorption, Fortbewegung des Magen- und Darminhaltes, vermehrte Arbeit desHerzens durch verstärkte Zirkulation. Zu seinen zahlreichen Versuchen dienten ihm Mensch und Hund. Es wurde die Wirkung von Fett (Speck), Kohlehydrat (Reis, Zucker, Weifsbrot) und Eiweifs untersucht. Bei freigewählter Kost des Menschen fand Magnus-Levy eine im Mittel 15 % betragende Steigerung der Stoffzersetzung gegenüber dem Nüchternwert. Bei zwei Versuchen mit grofsen Knochenmengen am Hund (900 und 1000 g fleischfreie Knochen) fand er im Gegensatz zu Rubners[3]) diesbezüglichen Versuchen eine erhebliche Steigerung der Sauerstoffaufnahme und der Wärmeproduktion, und da er die aus den Knochen resorbierten organischen Substanzen für diese Steigerung nicht verantwortlich machen will, sieht er ihre Ursache in der mechanischen Darmreizung. In dem zusammenfassenden Resümee seiner Versuchsresultate spricht er sich nichtsdestoweniger ungemein kritisch über die Annahme einer durch die Verdauungsarbeit bedingten gröfseren Stoffzersetzung aus. Einige Erfahrungen, so sagt er, sprechen zwar zugunsten dieser Ansicht, und er führt hierbei an erster Stelle die bereits besprochene, von ihm gefundene erhebliche Steigerung des Gaswechsels nach Knochen-

1) Bokai, Archiv f. exp. Path. u. Pharmak. 1888, Bd. 24 S. 158.
2) Magnus-Levy, Pflügers Archiv 1893, Bd. 55 S. 1 ff.
3) M. Rubner, Die Gesetze des Energieverbrauches 1902, S. 47.

fütterung an. Im übrigen jedoch bestätigen seine Versuche die bereits zehn Jahre früher im Voitschen Laboratorium von Rubner gewonnenen Daten, wonach Fett die geringste, Kohlenhydrat eine mittlere und Eiweifs die höchste Steigerung des Stoff- und Kraftwechsels im Organismus bedingt.

Diese Feststellungen gaben Rubner die Unterlagen für seine Theorie von der spezifisch dynamischen Wirkung der Nahrungsstoffe, die uns später noch beschäftigen wird und die Magnus-Levy für das Eiweifs wenigstens akzeptiert. Er glaubt, worauf, wie er bemerkt, schon H. v. Höslin[1]) hingewiesen hat, dafs die gröfsere Wirkung des Kohlenhydrates gegenüber dem Fett wenigstens zum Teil von der Steigerung des Säftestromes, welche das Kohlenhydrat gegenüber dem Fett hervorbringen soll, herrührt. Er hält es für zweifelhaft, ob man die nach Aufnahme von Eiweifs eintretende Steigerung des Umsatzes ausschliefslich auf die Wirkung der Verdauungsarbeit zurückführen dürfe. Und nach Betrachtung der hohen Werte, welche der Gas- und Kraftwechsel nach einer dauernden Eiweifskost aufweisen, nimmt Magnus-Levy aufs neue Gelegenheit zu erklären, dafs eine so erhebliche Steigerung des Umsatzes wohl kaum aus der Verdauungsarbeit allein abzuleiten wäre. Wir gewinnen beim Durchlesen dieser Arbeit fast den Eindruck, als hätte der Autor den Standpunkt, von dem er ursprünglich ausgegangen war, unter der Beweiskraft seiner eigenen Versuche allmählich verlassen.

In seinen Beiträgen zur Stoffwechsel- und Ernährungslehre kommt einige Jahre später J. Munk[2]) wieder kurz auf die Verdauungsarbeit zu sprechen, unter der er diesmal die mechanische, sekretorische und resorbierende Tätigkeit des Darmkanals, die gesteigerte Arbeit des Herzens, den Kraftaufwand für die Bildung von Glykogen und Fett u. a. versteht und deren den Stoffwechsel steigernde Wirkung er gemäfs den von Magnus-Levy gefundenen Werten auf 15% anschlägt. Wir sehen also, dafs zu den bis

1) H. v. Höfslin, Über den Einflufs der Nahrungszufuhr auf Stoff- und Kraftwechsel. Virchows Archiv 1882, Bd. 89 S. 333.

2) J. Munk, Pflügers Archiv 1894, Bd. 58 S. 384.

jetzt zu Recht bestehenden Faktoren auch noch der Kraftaufwand für die Bildung von Glykogen und Fett u. a. gekommen ist.

Damit kommt eine so unbestimmte und je nach der Art der Ernährung so ungeheuer variable Gröfse in den Kreis der Betrachtungen, dafs es durchaus unmöglich ist im weiteren kritisch auf die einzeln wirkenden Komponenten einzugehen. Es ist mir aufgefallen, dafs bei der grofsen Bedeutung, welche die Anhänger der Zuntzschen Lehre jeder kleinen spontanen Bewegung in Hinsicht ihrer Stoffwechsel steigernden Wirkung beimessen, nicht auch der Kauarbeit, welche je nach Tierspezies und Beschaffenheit der Nahrung unter Umständen doch wohl eine sehr beträchtliche Gröfse darstellen mufs, Erwähnung getan wurde, mit Ausnahme einer gleich zu erwähnenden Arbeit von Zuntz und Hagemann. Ich halte z. B. dafür, dafs dieses Moment bei dem Versuche von Magnus-Levy mit so überreichlichen Mengen Knochen eine ganz beträchtliche Arbeitsleistung verursacht hat. Dafs in dieser Hinsicht ein gröfseres Diner mit vielen Gängen auch für den Menschen eine gewisse nicht zu unterschätzende Arbeitsleistung darstellen kann, mag der eine oder andere schon an seinen Kinnbacken bemerkt haben, deren Muskelarmierung bekanntlich eine sehr kräftige ist.

Anmerkung. Von berufener zahnärztlicher Seite sind in den letzten Jahren wertvolle Beiträge zu dieser Frage geliefert worden, welche zu eingehender Würdigung auffordern.

Nachdem schon Sauer[1]) (1891) auf diese bis dahin kaum beachteten enormen Kraftleistungen hingewiesen hat, welche die Kaumuskeln eines gewöhnliche Kost kauenden Menschen bewältigen, hat C. v. Black[2]) in neuerer Zeit ein aufserordentlich reiches und gründliches Material beigebracht. Er untersuchte die Kaukraft seiner Studierenden und fand, dafs bei gesundem Gebifs der Druck bei der Kontraktion der Kaumuskeln in keinem Falle unter 125 Pfd., in manchen Fällen sogar 250—300 Pfd. betrug.

---

1) Sauer, Mit wieviel Kraft beifst der Mensch? Deutsche Monatsschr. f. Zahnheilkunde 1891, Bd. 12 S. 531.

2) C. v. Black, An investigation of the physical of the human teeth in relation to their diseases XX. Dental 1895, Heft 5, 6, 7, 8, 9; siehe auch Deutsche Monatsschr. f. Zahnheilk. 1896, Bd. 14 S. 158.

Aus den Untersuchungen Tuczeks[1]) geht hervor, daſs der Mensch ca. 1 Stunde täglich dem Kaugeschäfte widmet.

Bei einer minutiösen Berücksichtigung aller Details müſste ja auch schlieſslich der durch den Gebrauch von Messer und Gabel verursachte Kraftaufwand in Rechnung zu stellen sein.

In der im Jahre 1898 erschienenen groſsen Arbeit von Zuntz und Hagemann[2]) über den Stoffwechsel des Pferdes bei Ruhe und Arbeit findet sich übrigens, wie gesagt, die Kauarbeit in Verbindung mit der Verdauungsarbeit erwähnt. Dieselben haben nämlich ihren Versuchspferden u. a. ausschlieſslich Strohhäcksel gereicht und schlagen hiebei die reine Verdauungsarbeit der organischen Nährstoffe des Strohhäcksels, indem sie Erfahrungen von Magnus-Levy und Rubner am Hund und Menschen aufs Pferd übertragen, auf 9 % der Energie des resorbierten Materials an. Für die aus dem verfütterten Stroh resorbierte organische Substanz berechnen sie nun einen Nähr- resp. Wärmewert von 779 Kal. Die Verdauungsarbeit aber beansprucht in diesem Falle nicht weniger als 876 Kal.; es wird also nach Zuntz bei der Verdauung des Strohes noch mehr Energie verbraucht, als die daraus resorbierten Nährstoffe dem Körper zuführen.

In entschiedener Weise greift Th. Pfeiffer[3]) dieses Versuchsergebnis von Zuntz an. Er bekämpft vorzüglich die Methode, aus der Menge der während einer kurzen Zeit des Tages ausgeschiedenen Kohlensäure die Kohlensäureproduktion von 24 Stunden zu berechnen, und nennt die so gewonnenen Resultate ein Spiel des Zufalls. Dies soll ganz besonders auch für den vorher mitgeteilten Strohversuch gelten. Versuche von Kellner[4]) ergaben ebenfalls ein Defizit zwischen dem Kraftinhalt der zugeführten Rauhfutterstoffe und dem zu ihrer Verwertung benötigten Kraftaufwande. Kellner hält jedoch die Übereinstimmung mit

1) Tuczek, Zeitschr. f. Biol. 1876, Bd. 12 S. 554.

2) Zuntz u. Hagemann, Landw. Jahrb. 1898, Bd. 27, Ergänz.-Bd. 3 S. 278 ff.

3) Th. Pfeiffer, Über den Stoffwechsel des Pferdes. Landw. Versuchsstation 1903, Bd. 54 S. 101.

4) Chem.-Ztg. 1903, Nr. 49 S. 612; s. a. O. Kellner, Landw. Versuchsstation 1900, S. 464.

den Ergebnissen von Zuntz und Hagemann für eine mehr scheinbare nnd zufällige und ist der Ansicht, dafs hauptsächlich die physikalische Beschaffenheit des ganzen Futters dieses Defizit verursache.

In neuester Zeit hat W. Kronheim[1]) im Zuntzschen Laboratorium am Menschen und Hund Vergleiche bezüglich der Verdauungsarbeit von Fleisch und Somatose angestellt. Trotzdem der Autor den Versuch, absolute Werte für die Verdauungsarbeit zu bestimmen, selbst für bedenklich erklärt, erhält er auf Grund der ausgeführten umfangreichen Berechnungen das Resultat, dafs Somatose, in gröfseren Mengen bis zu 30 g per os gegeben, eine geringere Verdauungsarbeit benötige als die N-äquivalenten Mengen Fleisches.

In einer späteren Abhandlung[2]) wird von Zuntz ausdrücklich hervorgehoben, dafs er die Verdauungsarbeit keineswegs als alleinige Ursache jeglicher Steigerung des Stoffwechsels nach Nahrungsaufnahme ansehe. Er schreibt bei dieser Gelegenheit das Wort »Verdauungsarbeit« zum erstenmal in Anführungszeichen; er deutet damit auch sinnfällig an, dafs die Bedeutung dieses Wortes nicht mehr den ursprünglichen Begriffsinhalt deckt. Er sagt jedoch nicht an dieser Stelle, welche Momente dann neben der Verdauungsarbeit in Rechnung gezogen werden müssen, und, was ganz besonders wichtig zu wissen wäre, in welchem Grade wir die anderen Ursachen wirkend denken müssen. Nur für die Eiweifskörper gibt er in dieser Richtung einiges an. Er schreibt: »In letzterer Zeit haben wir nun noch erfahren, dafs im Tierkörper in einzelnen Organen Stoffe gebildet werden, die dann mit der Fleischnahrung eventuell aufgenommen werden, welche schon in sehr geringer Menge die Oxydationsprozesse des ruhenden Tieres steigern. (Thyreojodin, Oophorin).« Ich kann diesen Ausführungen umso weniger folgen, als wir von vornherein nicht die geringsten Anhaltspunkte haben, die Menge

1) W. Kronheim, Beiträge zur Beurteilung der Frage nach dem Nährwert der Spaltungsprodukte des Eiweifses. Pflügers Arch. 1905, Bd. 106 S. 32.

2) N. Zuntz, Pflügers Archiv 1901, Bd. 83 S. 566.

dieser wirkenden Prinzipien und die Tiefe ihrer Wirkung auch nur annähernd in dem verfütterten Materiale festzustellen. Zuntz weist dann wiederum auf die Arbeiten von Zuntz und Mering, Ad. Löwy und Magnus-Levy hin, die wir schon eingehend besprochen haben. Wir sehen also wiederum aus allem, dafs es unmöglich ist, das, was Zuntz unter dem Begriff »Verdauungsarbeit« verstanden wissen will, richtig zu definieren; ich meine damit, einen Ausdruck oder eine kurze Erklärung zu geben, durch welche das wahre Wesen dieses von Zuntz und seinen Schülern so oft und so verschieden, in bald engerem bald weiterem Sinne, angewandten Wortes vollinhaltlich erschöpft würde; denn es ist klar, dafs, wenn heute das Wort »Verdauungsarbeit« gebraucht wird, wir nicht wissen, in welchem Sinne es verstanden werden soll. Es wäre besser, dieses Wort ganz wegzulassen und lieber jedesmal einen erklärenden Satz an seine Stelle zu setzen. Im allgemeinen habe ich den entschiedenen Eindruck, der durch eine gleich zu besprechende Arbeit zur Gewifsheit wird, dafs auch die Zuntzsche Anschauung sich immer mehr dazu hinneigt, Rubners später näher zu besprechende Theorie von der spezifisch-dynamischen Wirkung der Nahrungsstoffe zu akzeptieren. Dafs Zuntz an diese spezifisch-dynamische Wirkung besonders nach Aufnahme von Eiweifs denkt, zeigt auch ein Hinweis auf die Arbeit von Magnus-Levy[1]), worin dieser Autor nach dem vorher S. 153 Gesagten eben jener Wirkung Erwähnung tut.

Neuerdings ist noch eine Arbeit von M. Schreuer aus dem Zuntzschen Laboratorium erschienen[2]), welche für die heutige Auffassung dieser Schule von dem Begriff Verdauungsarbeit wertvollen Beitrag liefert. Auf die Versuche selbst sowie ihr Hauptergebnis, die Anhäufung von Glykogen während der Eiweifsmast und seinen Verbrauch während der nachfolgenden Hungerperiode, will ich hier nicht näher eingehen. Allein aus der kurzen Einleitung,

1) Zuntz, a. a. O. S. 567. Magn. Levy, Pflügers Archiv 1893, Bd. 55 S. 118—123.

2) M. Schreuer, Über die Bedeutung überreichlicher Eiweifsnahrung für den Stoffwechsel. Archiv f. Physiol. 1905, Bd. 110 S. 227 ff.

die Schreuer seinen Versuchen voranstellt, mufs einiges näher beleuchtet werden. Schreuer schreibt »die nicht sehr bedeutende Steigerung des O-Verbrauches und der CO_2-Abgabe nach Fett und Kohlenhydratzufuhr« der Verdauungsarbeit zu. Während nun ehemals auch die nach Eiweifszufuhr beobachtete Mehrung der Stoffzersetzung als von der Verdauungsarbeit herrührend erklärt wurde, reicht jetzt diese allein hiefür nach Schreuer nicht mehr aus. Und zwar zuerst in quantitativer Beziehung. Nachdem Schreuer in seinen Versuchen mit lange fortgesetzter Eiweifsnahrung eine Erhöhung des Stoffumsatzes um 90% konstatiert hat, genügt nach ihm weder die Verdauungsarbeit noch die Vermehrung der Zellmasse infolge von Eiweifsansatz für sich allein zur Erklärung dieser Erscheinung. Also weder die Verdauungsarbeit noch die vermehrte Zellmasse allein sind die wirkenden Faktoren und nun kommt Verfasser auf die Theorie Rubners von der spezifisch-dynamischen Wirkung der Nahrungsstoffe zu sprechen, ohne jedoch diesen Autor mit einer Silbe zu erwähnen. Schreuer schreibt: »Diese Anschauung ist von Magnus-Levy noch mit einer gewissen Reserve (s. S. 153) ausgesprochen worden, das hier vorliegende Material wird diese Ansicht bekräftigen«, d. h. die Ansicht einer spezifischen Anregung des Stoffwechsels durch das Eiweifs. Magnus-Levy[1]) also wird als Urheber dieser Theorie genannt, während dieser Autor doch nur, und zwar unter Anführung der Rubnerschen Ergebnisse, bestätigte, was Rubner[2]) bereits neun Jahre früher zum erstenmal ausgesprochen hatte.

Anmerkung. Bei dieser Gelegenheit möchte ich noch besonders auf eine andere ähnliche Tatsache hinweisen.

S. 229 führt Schreuer aus: ». . . . . Anderseits liegen Versuche vor[3]), welche dartun, dafs eine erhebliche Muskelarbeit geleistet werden kann, ohne dafs die Eiweifszersetzung eine Steigerung erfährt, und dafs sogar unter Umständen während der Arbeitszeit ein Eiweifsansatz möglich ist. Dies

1) Magnus-Levy, Pflügers Archiv 1894, Bd. 55 S. 117.

2) M. Rubner, Sitzungsber. d. Münch. Akad. 1885, S. 452.

3) Caspari, Pflügers Archiv 1901, Bd. 83 S. 500; Kaup, Zeitschr. f. Biol. 1902, Bd. 43 S. 221.

hat doch C. Voit[1]) als erster bereits vor über 40 Jahren, im Jahre 1860, erwiesen durch Versuche am Hunde, die einige Jahre später auch am Menschen auf das sorgfältigste und mit noch schlagenderem Resultate wiederholt wurden.[2])

Es sind also, um auf den Kern unserer Frage zurückzukommen, im Lichte der heutigen Zuntz-Meringschen Lehre mindestens zwei Faktoren heranzuziehen, um den Begriff der Verdauungsarbeit quantitativ zu decken, wohlverstanden aber nur soweit er die Verdauungsarbeit nach Eiweifszufuhr betrifft.

Diese Faktoren wären: 1. die Verdauungsarbeit und 2. die spezifisch-dynamische Wirkung des Eiweifses Zu diesen zwei Faktoren kommt dann, bei länger fortgesetzter Eiweifsnahrung, noch ein dritter hinzu: die Vermehrung der Zellmasse infolge von Eiweifsansatz. Wo fängt nun der eine Faktor zu wirken an, und wo hört der Einflufs des anderen auf? In welcher Weise ist diese Wirkung quantitativ abgestuft? Ich glaube, die Entwicklung, welche diese Frage, wie ich zeigen konnte, im Laufe der Zeit genommen hat, und die grofse Unsicherheit, welche heute eine strenge Definition der »Verdauungsarbeit« unmöglich macht, ferner der Zwang, welcher zur Erhaltung des einmal aufgestellten Schemas der Deutung der gefundenen Tatsachen angetan werden mufs, alle diese Momente weisen darauf hin, dafs das Wort Verdauungsarbeit einer dringenden Korrektur bedarf. Wenn Schreuer ferner schreibt: nach Ansicht der meisten Autoren sei die nach Fett und Kohlenhydratzufuhr beobachtete Steigerung des Stoffwechsels eine Folge der Verdauungsarbeit, so glaube ich an der Hand meiner Ausführungen im nächsten Abschnitte gerade das Gegenteil dartun zu können.

Wie wir gesehen haben, sind die Beobachtungen der bis jetzt angeführten Autoren von diesen vorzüglich im Sinne der Zuntz-Meringschen Lehre gedeutet worden, und es möge nun auch die Ansicht der C. Voitschen Schule Platz finden.

1) C. Voit, Untersuchungen über den Einflufs des Kochsalzes, des Kaffees und der Muskelbewegungen auf den Stoffwechsel. München 1860.

2) C. Voit, Zeitschr. f. Biol. 1866, Bd. 2 S. 339.

Ich habe in den einleitenden Bemerkungen nachgewiesen, dafs C. Voit als erster die Würdigung der bei der Verdauung und Resorption in Frage kommenden, die Stoffzersetzung steigernden Momente in Betracht zog. Wenn dieser Forscher dann viele Jahre später gegen die Zuntz-Meringsche Theorie so entschieden Stellung nahm, so tat er dies nicht, weil er im Prinzip die bei der Verdauung in Betracht kommende Arbeitsleistung als solche geleugnet hätte, sondern er bestritt nur die Gröfsenordnung, welche Zuntz und Mehring ihr anwiesen. Er selbst äufsert sich zu dieser Frage in seinem Handbuch folgendermafsen[1]:

»Nach den Erfahrungen an anderen Organen bedingt höchstwahrscheinlich die mit der Verdauung und der Resorption der Nahrung verbundene Arbeit des Darmkanals und seiner Drüsen ebenfalls eine Steigerung des Stoffwechsels, und zwar vorzüglich in der Zerstörung stickstoffreier Stoffe. Wir besitzen aber noch keine Vorstellung darüber, wie grofs dieselbe sein kann. Nach der Aufnahme von Nahrungsstoffen in den Darm tritt bekanntlich meist eine vermehrte Zersetzung im Körper ein; wenigstens findet dieses im hohen Grade statt nach der Zufuhr eiweifsartiger Stoffe, von Leim und von Kohlenhydraten, was sich aufser in der reichlichen Harnstoffausscheidung bei den beiden ersteren in einer gesteigerten Produktion von Kohlensäure und in einer gesteigerten Konsumption von Sauerstoff ausdrückt.«

Wenn also, um es nochmals zu sagen, C. Voit im Prinzip das Vorhandensein einer Darmarbeit: also eine Steigerung der Zersetzung, und zwar vorzüglich der N-freien Stoffe, auch anerkennt, so bestreitet er doch ganz entschieden, dafs ein so kolossaler Mehrverbrauch, wie er nach reichlicher Zufuhr von Eiweifs oder Kohlenhydraten gegenüber dem Hunger von ihm beobachtet worden ist, durch die Arbeit des Darmes hervorgerufen sein könne; ein Mehrverbrauch, wie er sich sonst nur nach stärkster Muskelarbeit einstellt.

---

1) C. Voit, Handbuch S. 209; Zeitschr. f. Biol. 1878, Bd. 14 S. 57.

Gibt man einem sonst hungernden Tiere, so führt C. Voit weiter aus, so viel Fett, als es beim Hunger zerstört hat, so sind die CO_2-Ausscheidung und der O-Verbrauch nicht geändert; also hat das Fett keine Darmarbeit verursacht. Die vermehrte Eiweifszersetzung bei gröfserer Eiweifszufuhr kann nicht durch Muskelarbeit hervorgerufen sein, denn die Muskelarbeit bringt direkt keine gröfsere Eiweifszersetzung hervor. »Man könnte sich zwar denken,« schreibt C. Voit[1]) an anderer Stelle, »der bedeutende Eiweifsumsatz nach Aufnahme von Eiweifs in den Darm rühre, wenigstens zum Teil, von der Tätigkeit des Darmes her; dies ist aber nicht der Fall, da man nach vorausgehender reichlicher Fütterung mit Eiweifs am ersten Hungertage bei leerem Darm die gröfsten Mengen von Eiweifs in Zerfall geraten sieht. Die Darmarbeit verstärkt den Eiweifsverbrauch im Körper nicht, denn wenn man den Darm mit grofsen Quantitäten von Fett oder Kohlenhydraten ohne Eiweifs überlastet, so dafs derselbe in hohem Grade tätig sein mufs und die Blutgefäfse in ihm gefüllt sind, so wird doch nach meinen Versuchen die Eiweifszersetzung nicht gröfser als bei völligem Hunger. Es wird aber auch bei gefülltem Darm nicht mehr Fett zerstört; füttert man einen Fleischfresser mit mittleren Gaben von reinem Fett, so ist die Ausscheidung der Kohlensäure und die Aufnahme des Sauerstoffs dieselbe wie beim Hunger. Da also die Verdauung und die Resorption von Eiweifs und von Fett weder den Umsatz von Eiweifs noch den von Fett erhöht, so wird die Aufnahme des Zuckers im Darm auch keine solche Wirkung haben.« C. Voit[2]) stellt sich bekanntlich das Anwachsen der Eiweifszersetzung nach Zufuhr von Eiweifs durch die Nahrung folgendermafsen vor: Die Zellen haben die Fähigkeit, eine bestimmte Menge von Material zu zersetzen; das Eiweifs zerfällt leichter in seine nächsten Komponenten als die N-freien Stoffe. Das aus der Nahrung in die Säfte gelangte Eiweifs wird gelöst als sog. zirkulierendes Eiweifs im Säftestrom zu den Zellen geführt, das dann in denselben dem Zerfall unterliegt. Gibt man einem vorher hungernden Tiere eine

1) C. Voit, a. a. O. S. 210.
2) C. Voit, Handbuch S. 315 u. 316.

unzureichende Menge von Eiweifs, so wird wegen der gröfseren Eiweifszufuhr zu den Zellen mehr Eiweifs zersetzt als beim Hunger und es geht weniger Eiweifs und weniger Fett vom Körper zu Verlust. Bei weiterer Steigerung der Eiweifszufuhr kommt dann ein Punkt, wo so viel Eiweifs in den Zellen zersetzt wird, als ihnen aus der Nahrung zugeführt worden ist und kein Eiweifs und auch kein Fett mehr vom Körper abgegeben wird. Es ist N- oder Eiweifsgleichgewicht eingetreten. Gibt man darüber hinaus noch weiter Eiweifs, so kommt bald wieder das Stickstoffgleichgewicht zustande, und es wird so lange mehr Eiweifs zersetzt, bis die Grenze erreicht ist, bei der die Zellen kein weiteres Eiweifs mehr zu verarbeiten vermögen. Wenn übrigens die Ansicht von Zuntz und Mering zutreffend wäre, so wäre eben alles Verdauungsarbeit, auch die Zersetzungen durch die Zellen des Körpers. Nicht nur Darm und Drüsen auch die Muskulatur und alle anderen Organe wären dann an dieser Arbeit beteiligt.

Rubner hat in seinem neuen Werke[1]): »Die Gesetze des Energieverbrauches bei der Ernährung« seine zahlreichen Forschungsresultate zu einem grofsen Ganzen nach einheitlichen Gesichtspunkten vereinigt. Er hat in seinem Buche selbstverständlich auch zu der uns hier interessierenden Frage Stellung genommen und vertritt hierbei völlig den Standpunkt seines Lehrers Voit. Ich will fürs erste seine hierher gehörigen kritischen Auseinandersetzungen wiedergeben und dann auf das Wesen der sog. spezifisch-dynamischen Wirkung der Nahrungsstoffe eingehen, womit Rubner in seinen weiteren Betrachtungen die nach Nahrungszufuhr auftretenden physiologischen Tatsachen erklärt. Er bringt gegen die Versuche von Zuntz und Mering folgende Einwände vor, die sich z. T. auf eine Kritik der von diesen Autoren geübten Methodik gründen. Die Versuchsbedingungen als solche könnten keine Garantie für die absolute Ruhe des Tieres bieten, ein Umstand, der von den Autoren selbst

1) M. Rubner, Die Gesetze des Energieverbrauches bei der Ernährung. Leipzig u. Wien 1902.

bei der Würdigung der Resultate einigemal in Betracht gezogen werden mufste. Die Messung der Sauerstoffzehrung könnte bei so kurz dauernden Versuchen (10—15 Minuten) um so weniger ein Mafs für den Energieumsatz sein, da sich aus ihr ein Schlufs, »wie sich der Energieumsatz im ganzen und im Verhältnis zum täglichen Kraftumsatz gestaltet hätte«, nicht ziehen läfst. Auf diesem Punkte verweilt Rubner länger. Wie schon erwähnt, versenkten Zuntz und Mering ihre Versuchstiere in ein Wasserbad von der ungefähren Temperatur des betr. Tierkörpers; Rubner hebt nun die grofsen Schwankungen hervor, welche auch durch geringe Temperaturänderungen des umgebenden Wassers in der Temperatur des darin befindlichen Tieres und damit in seinem Kraftumsatz hervorgebracht werden können. Besonders schwerwiegend scheinen mir seine Einwände, welche er gegen die Tatsache anführt, dafs die Tiere eine Trachealkanüle trugen, zu welcher sich bei den intravenösen Injektionen noch eine Venenkanüle gesellte. »Wenn man bedenkt, wie leicht Muskelbewegungen schon bei dem normalen unverletzten Tiere in kurzdauernden Versuchen stören können, so liegt es doch nahe, dafs Tiere bei Wunden, die bei geringer Zerrung schmerzen, gerade für feinere Einwirkungen auf respiratorische Vorgänge wenig geeignet sind.« Wenn im weiteren Zuntz und Mering darmreizenden und als solchen nach ihrer Ansicht in hohem Grade die Stoffzersetzung steigernden Substanzen, z. B. den Knochen, so grofse Bedeutung beimessen, so widerspricht dem die Tatsache, dafs Rubner in keinem seiner darauf gerichteten Versuche beim Hunde mit Knochenkost einen solchen Effekt erhielt. Pawlow[1]) hat in seinen »Untersuchungen über die Arbeit der Verdauungsdrüsen« erwiesen, dafs die Extraktivstoffe des Fleisches die Sekretion der Verdauungsdrüsen in bedeutendem Mafse anregen. Rubner[2]) hat gezeigt, dafs das Fleischextrakt gar keinen Einflufs auf die Wärmebildung hat, dafs der Verbrauch

1) Pawlow, Die Arbeit der Verdauungsdrüsen. Wiesbaden 1899, S. 126.

2) M. Rubner, a. a. O. S. 69. Diese Ergebnisse wurden neuerdings durch die von Spitta im Rubnerschen Laboratorium angestellten Versuche bestätigt; M. Rubner, a. a. O. S. 334.

an Stoffen durch diese weder angeregt noch unterdrückt wird, dafs also, mit anderen Worten, eine lebhafte Drüsentätigkeit stattfinden kann, ohne dafs eine merkbare Mehrung des Kraftumsatzes statthaben mufs.

Ehe wir weitere wichtige Einwände Rubners beibringen, mufs ich zu ihrem Verständnis vorerst eine Übersicht von Rubners Anschauung über die Entwicklung und den Begriff der spezifisch-dynamischen Wirkung der Nahrungsstoffe geben. Es ist bekannt, dafs Nahrungszufuhr die Stoffzersetzung resp. die Wärmebildung steigert. Diese gesteigerte Stoffzersetzung ist nach ihm im Prinzip stets vorhanden, mag sie nun dem Fütterungsminimum entsprechen oder abundant sein. Wenn diese die Stoffzersetzung steigernde Wirkung bei nicht überschüssiger Kost nicht in die Erscheinung tritt, so sind daran, nach ihm, Kompensationen schuld, welche zwischen Verdauungsapparat und den in dieser Zeit weniger tätigen Organen, vor allem den Muskeln, eintreten.

Auf diese Kompensationen hat C. Voit[1]) schon vor langer Zeit hingewiesen. Er schreibt: »Je nach der Intensität der Säfteströmung richtet sich die Zersetzung in jedem Organe. Indem durch eine Drüse, einen Muskel bei der Tätigkeit mehr Blut läuft als bei der Ruhe, verteilt sich das Blut und die Zersetzung zu verschiedenen Zeiten im Körper höchst ungleich. Wenn wir in voller Verdauung begriffen sind, finden wir die Gefäfse des Darmes und seiner Drüsen strotzend mit Blut gefüllt, ein ansehnlicher Bruchteil des Gesamtblutes wird dahin abgeleitet um die mannigfaltigsten Geschäfte zu übernehmen; wir sind dann nicht imstande, andere körperliche oder geistige Arbeiten zu leisten, wenn wir nicht die Verdauung unterbrechen wollen; das alte Sprichwort: ‚Post coenam stabis aut mille passus meabis‘ enthält eine der weisesten Lehren: Bei anstrengender Tätigkeit der Muskeln kann die unseres Gehirns nicht so lebhaft sein.«

1) C. Voit, Rede in der öffentlichen Sitzung der Akademie d. Wissenschaften, München 1868, S. 35.

Einige Jahre später hat Johannes Ranke[1]) diesen Gedanken akzeptiert. Rubner hat dann späterhin diese Vorstellung für seine Kompensationstheorie, wenn ich so sagen darf, in die Wärmesprache übersetzt und sie folgendermaſsen ausgedrückt: »Man muſs sich vergegenwärtigen, daſs beim Hungerzustand und bei mittlerer Lufttemperatur ein sehr erheblicher Teil der produzierten Wärme aus den Muskeln stammt und jene Zellen, welche in Beziehung zur Aufnahme der Nahrungsstoffe stehen, wenig tätig sind und wenig Wärme produzieren. Wenn aber die Lufttemperatur steigt und die Abkühlung abnimmt, so schränken die Muskeln ihre Tätigkeit ein. Das gleiche kann offenbar geschehen, wenn die Drüsenzellen und diesen zugehörige Gebiete von einem Reiz getroffen werden, welcher die Wärmeproduktion mehrt: die Muskeln werden entlastet. Indem hier also zwischen Muskeln und Verdauungsapparaten Kompensationen eintreten, kann die Wärmemenge, welche von einem gefütterten oder einem hungernden Tiere geliefert wird, ganz gleich sein, nur die Quellen der Wärme haben sich geändert.«

Die Steigerung der Stoffzersetzung ist nun nach den von Rubner im Voitschen Laboratorium gemachten Versuchen vor allem abhängig von der Art der gereichten Nahrungsstoffe; sie ist weitaus am gröſsten nach Aufnahme von Eiweiſs und Leim, geringer nach Zufuhr von Kohlenhydraten, am kleinsten nach Aufnahme von Fett. Später änderte Rubner diese Reihenfolge, indem er in neuester Zeit das Fett in seiner wärmesteigernden Wirkung den Kohlenhydraten voranstellt. Die spezifisch-dynamische Wirkung der Nahrungsstoffe nach Rubner ist nun nichts anderes als diese verschiedene Wirkung der einzelnen Nahrungsstoffe auf die Zersetzungen im Körper oder selbstverständlich auch auf den Kraftumsatz. Einen mächtigen, bis dahin noch nicht genügend bei solchen Versuchen berücksichtigten Faktor bei allen diesen Vorgängen bilden nach Rubner die Temperaturverhältnisse. Wir wissen, daſs bei sinkender Auſsentemperatur

---

1) Joh. Ranke, Die Blutverteilung und der Tätigkeitswechsel der Organe 1871.

die Oxydationsvorgänge im homoiothermen Tierkörper sich steigern und dafs durch die hiedurch bedingte vermehrte Wärmeproduktion die Eigenwärme des warmblütigen Tieres gewahrt bleibt. Dies ist die chemische Wärmeregulation. Steigt die Aufsentemperatur über eine gewisse Breite oder machen sich dazu noch die wärmemehrenden Momente reichlicher Nahrungszufuhr, besonders nach Eiweifs- und Leimaufnahme, geltend, so sucht der Organismus durch erhöhte Wärmeabgabe die drohende Überwärmung auszugleichen. Diesen Vorgang bezeichnet man, wie bekannt, als physikalische Regulation. Nun hat Rubner gezeigt, dafs bei niederer Aufsentemperatur, also im Gebiete der Wärmeregulation, die spezifisch-dyamische Wirkung der Nahrungsstoffe bei nicht abundanter Zufuhr nicht zur Wahrnehmung gelangt, eben weil sich die oben besprochenen kompensatorischen Einflüsse zwischen Muskulatur und Verdauungsapparat bemerkbar machen. In diesem Falle wirken die Nahrungsstoffe in reiner Weise gemäfs ihren isodynamen Vertretungswerten.

Diese kompensatorischen Einflüsse haben aber nur innerhalb der chemischen Regulation Geltung. Das Bild ändert sich mit einem Schlage, wenn diese durch entsprechend hohe Umgebungstemperatur ausgeschaltet wird, oder, mit anderen Worten, wenn wir das Tier unter die Bedingungen der physikalischen Regulation setzen. Während dort (bei der chemischen Regulation) kompensatorisch bei der Stoffzersetzung in den Muskeln eingespart werden kann, mufste hier (im Gebiete der physikalischen Regulation) jede, im Verhältnis zum Hungerbedarf gar nicht einmal überreichliche Stoffzufuhr im Anstieg der Zersetzung (Wärmebildung) als rein spezifisch-dynamische Wirkung hervortreten. Diesen nach der Anstellung jener Überlegungen gegebenen einfachen Weg hat nun Rubner beschritten, als er in der Erkenntnis, dafs der einfache und approximative Nachweis der spezifisch-dynamischen Wirkung noch nicht genüge, die absoluten Werte dieser Wirkung feststellen wollte. Er hat eine grofse Reihe sorgfältiger und mühevoller Versuche in dieser Richtung bei 33° Luftwärme und verschiedener Ernährung angestellt, wobei ihn seine Schüler Wolpert und Spitta unterstützten. Fleisch, Fett, Kohlenhydrate für sich

allein oder als Nahrungsgemische bildeten die hinsichtlich ihrer Menge vielfach variierte Kost. Es wurden dabei im Mittel als wärmesteigernde (spezifisch-dynamische) Wirkung der Nahrungsstoffe, wenn so viel Kalorien zugeführt wurden, als dem Hungerbedarf entsprach, folgende Werte erhalten:

Reines Fleisch . . .	30,9 %
Fett	12,7 %
Rohrzucker	5,8 %.

Es ist nun von hoher Bedeutung, zu erfahren, daſs im Gebiete der physikalischen Regulation die spezifisch-dynamische Wirkung quantitativ fast in derselben Weise zum Ausdruck kommt, gleichviel, ob kleine, genügende oder überreiche Nahrungszufuhr in Frage kommt; so sehen wir, daſs sich in einer Versuchsreihe bei Fütterung mit reinem Fleisch an ein und demselben Hunde für zugeführte 100 Kalorien als Wärmezuwachs ergab: Versuche mit kleinster Nahrungszufuhr 29,7 %, Versuche mit annähernd genügender Nahrungszufuhr 32,7 % und Versuche mit starkem Überschuſs 32,2 %.

»Die dynamische Wirkung ist also innerhalb weiter Grenzen, so wie sie überhaupt in Frage kommen können, die gleiche.« Nachdem dies nun alles festgestellt war, suchte Rubner nach einer Erklärung der Erscheinung. Die Annahme einer Verdauungsarbeit wurde aus den bereits angeführten Gründen verworfen und zu den schon besprochenen gesellten sich noch wichtige neue. Wie sollte man den Umstand erklären, daſs die spezifisch-dynamische Wirkung nur bei höherer Umgebungstemperatur in die Erscheinung tritt, obwohl Darm- und Drüsenarbeit auch bei niederer Temperatur in gleicher Weise vor sich gehen müssen. Nach den Untersuchungen Mühlmanns machen Darm, Leber, Milz, Nieren ca. 9 % des Körpergewichts beim Menschen aus. Es fällt nun, nach Rubner (S. 358), ganz aus dem Rahmen biologischer Möglichkeit heraus, daſs in dieser relativ kleinen Drüsenmasse eine Wärmebildung erzeugt wird, welche, wie dies bei reiner Eiweiſsfütterung der Fall ist, um 40 % den gesamten Kraftwechsel steigert.

Rubner hat im weiteren einen Vorgang zu erzeugen gesucht, bei welchem sich ohne Inanspruchnahme des Darmtraktus eine Veränderung in der Eiweifszersetzung vollzieht und er wählte hiezu den künstlichen Diabetes, wie er nach Gaben von Phlorizin aufzutreten pflegt. Das Tier schmilzt hiebei grofse Mengen von seinem Körpereiweifs ein, und Rubner konnte den Nachweis erbringen, dafs die hiedurch bedingte Steigerung des Gesamtkraftwechsels (31,9 pro 100 Kal.) fast genau so grofs war, als wenn das Tier diese mit Ausschaltung der Darmpassage zersetzte Organeiweifsmenge per os erhalten hätte (30,9 pro 100 Kal.). »Die Darm und Drüsenarbeit ist damit für die weitere Betrachtung erledigt.«

Allein das Ergebnis dieses Versuches bietet Rubner Gelegenheit zur Entwicklung einer Theorie für die Erklärung der spezifisch-dynamischen Wirkung nach Zufuhr N-haltigen Materials (Eiweifs, Leim). Wir wissen, nachdem C. Voit[1]) diese Anschauung zuerst ausgesprochen hatte, dafs das Eiweifs im Organismus in einen N-haltigen und N-freien Teil zerfällt. Dies ist ein Vorgang, bei welchem mannigfache thermochemische Nebenwirkungen in Betracht kommen. Der N-freie Rest des Eiweifs-Moleküls stellt sich nach Rubner hinsichtlich seiner chemischen Individualität als zur Gruppe der Kohlenhydrate (Dextrose, Glykogen) gehörig dar. Dieser ganze Prozefs der Eiweifsspaltung geht nun nach Rubner mit einer beträchtlichen Wärmebildung einher. Diese vermehrte Wärmebildung dient nach ihm im Gebiete der chemischen Regulation dazu, eine gesteigerte Stoffzersetzung im Muskel kompensatorisch einzusparen, während sie bei höherer Umgebungstemperatur gleich nach aufsen abfliefst und so der Wärmeabgabe einen Zuwachswert schafft, welcher nun eben als die eigentlich spezifisch-dynamische Wirkung des Eiweifses hervortritt. Einen analogen, in seinen Details noch nicht spruchreifen Vorgang, d. h. also eine mit Wärmeentwicklung einhergehende Spaltung von Kohlenhydrat und Fett, glaubt Rubner auch zur Erklärung der spezifisch-thermodynamischen Wirkung dieser Nahrungsstoffe

1) C. Voit, Zeitschr. f. Biol. 1869, Bd. 5 S. 104.

annehmen zu dürfen. Die spezifisch-dynamische Wirkung in diesem Sinne ist daher nach ihm gewissermafsen die »Spaltwärme« der betreffenden Nahrungsstoffe.

Auch Fick[1]) hat seinerzeit, als man nach der ersten Veröffentlichung von Zuntz und Mering annehmen mufste, dafs es sich bei der Verdauungsarbeit vor allem um die Arbeit der Darmmuskulatur handelt, die Zuntz-Meringsche Anschauung bekämpft. Gelegentlich des chemischen Anteils der Verdauungsarbeit äufserte er sich folgendermafsen: »In der Tat ist bekanntlich die Muskelarbeit die ergiebigste Quelle der Kohlensäurebildung im tierischen Organismus. Dafs aber die Arbeit der trägen peristaltischen Bewegungen der Därme eine so erhebliche Steigerung der Kohlensäurebildung, wie man sie nach einer reichlichen Mahlzeit beobachtet, hervorbringen sollte, daran kann man wohl nicht ernstlich denken, sowie man sich den minimalen Betrag jener Arbeit im Vergleich zu den Arbeitsleistungen der Skelettmuskulatur quantitativ vorstellt.«

Auch den chemischen Anteil, soweit er die Sekretion der Verdauungssäfte betrifft, unterzieht Fick einer kritischen Berechnung des hierbei benötigten Kraftaufwandes, wobei er zu dem Ergebnis gelangt, dafs die Steigerung der Zersetzung bei der Verdauungsarbeit durch dieses Moment lange nicht erklärt werden könnte.

Rubner hat, gestützt auf die Angaben Pawlows, wie wir S. 163 gesehen haben, dies bereits dargetan, und auch Pflüger[2]) hat diesen Befund in Versuchen mit einer Katze, der er Reis mit viel Fleischsaft zum Fressen gab, durchweg bestätigt.

Fick glaubt nun die ganze in Frage stehende Erscheinung durch die Annahme erklären zu können, welche C. Voit schon früher ausgesprochen hatte, dafs die Mehrung des nach Nahrungsaufnahme in die Zirkulation gelangenden verbrennlichen Materials auch die Ursache der gesteigerten Stoffzersetzung sei. Er

1) Fick, Die Zersetzungen des Nahrungseiweifses im Tierkörper. Sitzungsbericht der Phys.-med. Gesellsch. Würzburg 1890, S. 1.

2) Pflüger, Pflügers Archiv 1899, Bd. 77 S. 477.

läſst jedoch diese Stoffzersetzungsteigernde Wirkung nur für das Eiweiſs gelten. Letzteres Moment gilt ja, wie wir wissen, auch für Fett und Kohlenhydrate.

In jüngster Zeit hat Gunnar Koraen[1]) über Versuche berichtet, die er auf Veranlassung von Tigerstedt ausgeführt hat, auf die ich noch kurz eingehen möchte. Die Versuche führte der Verfasser an sich selbst im Tigerstedtschen Respirationsapparate aus. Bei den Beobachtungen nach Aufnahme von Fett (66 g) konnte er die Erfahrungen von Smith[2]), Voit[3]), Rubner[4]), Pflüger[5]) und Magnus-Levy[6]) bestätigen, daſs die Aufnahme nicht gar zu groſser Fettmengen (66 g) bei ruhendem Körper keine Steigerung des Gesamtstoffwechsels hervorruft. Diese 66 g entsprechen ungefähr $^1/_4$ des täglichen Bedarfes an Kalorien. Als Vertreter der Kohlenhydratgruppe wählte Koraen Rohrzucker, von dem er bei jedem Versuche 160 g = 656 Kal. genoſs. Er findet in den ersten drei Stunden nach der Aufnahme eine ganz geringfügige Steigerung des Gesamtstoffwechsels, verwirft aber nach Anstellung verschiedener Überlegungen entschieden die Ansicht, daſs die Verdauungsarbeit zur Erklärung dieser Tatsache herangezogen werden kann. Nach Eiweiſsnahrung findet der Verfasser in Übereinstimmung mit den älteren Beobachtern eine recht beträchtliche Steigerung des Gesamtstoffwechsels, für deren Erklärung er auf die Ficksche Hypothese zurückgreift, »daſs der stickstoffhaltige Teil des Nahrungseiweiſses sehr rasch zerfalle und der in diesem vorhandene Kohlenstoff auſser im Harnstoff z. T. als Kohlensäure in der Expirationsluft erscheine und so den Zuwachs derselben während der Verdauung bedinge«. Der Nüchternwert nach Zufuhr von 52 g Eiweiſs wird nach der

---

1) G. Koraen, Skandinavisches Archiv für Physiologie 1901, Bd. 11 S. 176.

2) Smith, Philos. transact. 1859, p. 715 ff.

3) C. Voit, Zeitschr. f. Biol. 1869, Bd. 5 S. 388.

4) Rubner, Beiträge zur Physiologie. C. Ludwig gewidmet. 1887, S. 259. Zeitschr. f. Biol. 1883, Bd. 19 S. 328 ff.

5) Pflüger, Pflügers Archiv f. Physiol. 1889, Bd. 77 S. 459.

6) Magnus-Levy, Pflügers Archiv 1893, Bd. 55 S. 1 ff.

siebenten Stunde erreicht. Eine Zunahme des gesamten Stoffwechsels kommt auch nach Aufnahme gemischter schwer verdaulicher Kost zustande; auch hier wird eine kleine Zunahme des gesamten Stoffwechsels beobachtet, die nach ihm wohl wesentlich von der durch das Eiweifs an sich bedingten Zunahme des Verbrennungsprozesses hervorgerufen ist. Hier wird der Nüchternwert ungefähr nach der fünften Stunde erreicht. Es ist noch zu bemerken, dafs Koraen, um alle Muskelbewegungen möglichst auszuschliefsen, während der ganzen Versuchszeit zu Bette lag. Er kommt zu dem Schlusse: »Bei ruhendem Körper tritt also eigentlich nur nach Zufuhr von Eiweifs eine unverkennbare Zunahme des Gesamtstoffwechsels auf. Diese Zunahme dürfte aber kaum auf Rechnung der Verdauungsarbeit zu setzen sein, sondern stellt wohl den Ausdruck der besonderen Eigenschaft des Eiweifses dar, den Stoffwechsel ohne direkte Beteiligung von Muskelbewegungen zu erhöhen.«

Auch eine letzthin erschienene Arbeit: »Zur Frage des Eiweifsumsatzes« von Otto Cohnheim[1]) mufs hier Erwähnung finden. Ausgehend von der von C. Voit erschlossenen Tatsache von der »Sonderstellung« des Eiweifses im Körperhaushalte des Menschen, legte er sich die Frage vor, ob etwa der Mehrverbrauch von Eiweifs nach Aufnahme dieses Nahrungsstoffes durch den Umstand bedingt sei, dafs die Verdauungsorgane im Gegensatz zu den Muskeln die zu ihrer Arbeit benötigte Kraft aus dem zersetzten Eiweifs und nicht aus Fett und Kohlenhydraten bezögen. Ich möchte an dieser Stelle ausdrücklich auf S. 161 hinweisen. Es geht aus dem dort Angeführten hervor, dafs C. Voit bereits vor 30 Jahren dieselbe Frage in Erwägung gezogen und beantwortet hat. Interessante Beiträge bilden Cohnheims Versuche zur Frage des Einflusses der Drüsenarbeit im Zuntz-Meringschen Sinne auf die Stoffzersetzung. Rubner hat, wie ich vorher S. 168 erwähnt habe, durch seinen Phlorizinversuch am Hund bewiesen, dafs ein gesteigerter Eiweifszerfall auch ohne Beteiligung der Drüsen den Gesamtkraftumsatz steigert.

1) O. Cohnheim, Zeitschr. f physiol. Chemie 1905, Bd. 45 S. 9.

Cohnheim zeigt umgekehrt, daſs auch die stärkste Drüsenarbeit für sich allein von keinem wahrnehmbaren Einfluſs auf die Stoffzersetzung ist. Cohnheim bediente sich folgender Versuchstechnik: Ein Hund von 20 kg Gewicht wurde nach einer von Pawlow angegebenen und von Cohnheim zweckmäſsig modifizierten Methode mit einer Ösophaguskanüle versehen, welche es erlaubte, das so operierte Tier »scheinzufüttern«, d. h. die auf normale Weise vom Tier aufgenommene Nahrung fällt durch die künstliche Öffnung in der Schlundröhre wieder heraus und wird immer wieder aufs neue vom Tier gefressen. Bei diesem Vorgange sind, wie wir wissen, die Bedingungen einer lebhaften Tätigkeit der Speicheldrüsen, des Magens, des Pankreas, des Darmes, kurzum aller Drüsen des ganzen Verdauungsapparates gegeben. Wenn also die Verdauungsarbeit, soweit in ihr die Tätigkeit der Drüsen begriffen ist, einen steigernden Einfluſs auf die Eiweiſszersetzung ausübt, muſste sich dieser Umstand aufs deutlichste ergeben, wenn ein Vergleich zwischen Hungertagen und Tagen mit Scheinfütterung gezogen wird. Auch die resorbierende Tätigkeit kommt hierbei in Betracht, da von den Sekreten ein Teil wieder resorbiert wird. Cohnheim gelangte auch auf diesem Wege zu der bereits von C. Voit festgestellten Tatsache, daſs die Tätigkeit der Verdauungsorgane die Stickstoffausscheidung im Harn nicht im geringsten beeinfluſst.

Auch in einer zweiten Versuchsreihe, in welcher derselbe Hund an drei Tagen mit je 300 g Fleisch gefüttert wurde, so zwar, daſs zwischen die Fleischtage ein Hunger- resp. Scheinfütterungstag eingeschoben wurde, zeigte sich dasselbe Resultat. Am Hungertag war die Stickstoffausscheidung die gleiche wie am Scheinfütterungstag, während die Fleischtage infolge der zugeführten Stickstoffmenge eine entsprechend beträchtliche Zunahme des Harnstickstoffes zeigen. Auch der zeitliche Ablauf der Stickstoffausscheidung bei Hunger und Scheinfütterung innerhalb 24 Stunden ist, wie durch eine dritte Versuchsreihe erwiesen wurde, übereinstimmend.

Ich möchte noch erwähnen, dafs Cohnheim zwar die Rubnersche Ansicht von der spezifisch-dynamischen Wirkung des Eiweifses akzeptiert, zugleich aber auch von einer Drüsenarbeit nach Rubner (S. 10 und 16), die Cohnheim in ähnlichem Sinne wie die »Verdauungsarbeit« nach Mering und Zuntz aufzufassen scheint, spricht. Hiezu mufs bemerkt werden, dafs Rubner[1]) »diese Drüsenarbeit als grundverschieden von den unter dem Begriff Darmarbeit nach Mering und Zuntz subsumierten Vorgängen« bezeichnet und dafs er sie nur als eine Hilfshypothese in Erwägung zog, um sie sehr bald völlig aufzugeben. Der hieher gehörigen Überlegungen Rubners haben wir weiter oben Erwähnung getan.

Wir haben nun die Entwicklung unserer Frage von ihren ersten Anfängen bis zum heutigen Tage verfolgt. Ihre wichtigsten physiologischen Tatsachen stehen fest. Von allen, die sich mit ihr beschäftigt haben, ist die Steigerung der Stoffzersetzung nach Nahrungszufuhr beobachtet worden. Erwiesen ist auch, dafs diese Steigerung in quantitativer Hinsicht abhängt von der Art der aufgenommenen Nahrung sowie von den jeweiligen Temperaturverhältnissen. Wir haben gesehen, dafs eine Reihe von Autoren die Verdauungsarbeit zur Erklärung der Steigerung der Stoffzersetzung nach Nahrungsaufnahme herangezogen haben. Ihnen sind, wie wir im weiteren zeigen konnten, andere Forscher entgegengetreten mit so gewichtigen Gründen und so grofsem Tatsachenmaterial, dafs wir wohl berechtigt sind, die Lehre von der »Verdauungsarbeit«, wie sie von jenen Autoren verstanden sein wollte, als nicht zu Recht bestehend abzulehnen.

1) M. Rubner, Gesetze des Energieverbrauches bei der Ernährung. Leipzig u. Wien 1902, S. 48 u. 358.

II. Teil.

Eigene Versuche.

Einleitung.

Wir haben in dem vorausgehenden Teile die historische Entwicklung unserer Frage verfolgt und ihren heutigen Stand kennen gelernt. Es ist, wie wir gesehen haben, nicht schwer, nachzuweisen und sogar an der Hand von Arbeiten, welche unter dem unmittelbaren Einflufs der Zuntz-Meringschen Lehre veröffentlicht worden sind, dafs der Begriff der Darmarbeit oder Verdauungsarbeit sich ganz aufserordentlich verändert und verschoben hat. Dieser Begriff, der niemals eng umrissen und eindeutig festgestellt worden war, ist allmählich zu einem blofsen Worte geworden, unter dem immer nur gerade der wirkende Faktor verstanden wird, welcher im einzelnen Falle in den Vordergrund gestellt werden soll. Es geht aus den letzten einschlägigen Arbeiten, so z. B. der von Schreuer, hervor, dafs dieses Wort immer mehr und mehr verlassen und, wenn ich so sagen darf, der Rückzug angetreten wird über die von Rubner geschaffene Brücke des Begriffes von der spezifisch-dynamischen Wirkung der Nahrungsstoffe, für welche Rubner (s. S. 168) eine Erklärung zu geben versucht hat. Allein auch dieser Begriff ist nach dem vorhin Gesagten ebenfalls nur ein blofses Wort und keine Erklärung. Wenn also gewissermafsen auch eine rein zusammenfassende und vergleichende literarische Übersicht genügt hätte, das Unzutreffende und Unbestimmte der »Verdauungsarbeit« klarzulegen, so mufste es doch eine dankbare Aufgabe sein, sie noch einmal gründlich experimental zu prüfen. Ich habe zu diesem Zweck eine grofse Reihe von Respirationsversuchen, zugleich mit der Bestimmung der Eiweifszersetzung, unternommen, die im Prinzip in zwei Gruppen zerfallen. In der ersten Reihe war zu untersuchen, wie ein Nahrungsstoff sich bei innerlicher Darreichung, in der zweiten Reihe war nachzusehen, wie er sich bei subkutaner Zufuhr in Beziehung zum Gesamtstoffwechsel im Tierkörper verhält. Die Versuche

waren nun so angelegt, dafs die Stoffwechselverhältnisse in 24stündigen Perioden beobachtet wurden, so dafs alle die Übelstände und Fehlerquellen wegfallen mufsten, welche in den kurz dauernden Versuchen von Zuntz und Mering unvermeidlich waren. Alle notwendigen Eingriffe am Tier wurden so kurz und schonend wie möglich ausgeführt, so dafs von dieser Seite keine Störung zu erwarten war. Der eigentliche Versuchstag war zwischen zwei Vortage und zwei Nachtage eingeschoben. So war bestimmt zu erwarten, dafs innerhalb jeder Gruppe ein eindeutiges Resultat zutage treten würde, dessen Verläfslichkeit und Beweiskraft durch ihre grofse Anzahl ungemein erhöht werden mufste.

Auch zu einer Reihe von Nebenfragen, wie der Resorption des Zuckers, seinem Verhalten im Körper u. a. m., konnte Stellung genommen werden. Wir werden sehen, wie sich im Laufe meiner Untersuchung der Schwerpunkt der ganzen Frage verschoben hat und wie diese Untersuchungen, welche ursprünglich nur zur Klarlegung der Frage von der Verdauungsarbeit unternommen worden waren, zu neuen Überlegungen und in vielfacher Weise aufklärenden Schlufsfolgerungen geführt haben. Die Versuche sind durchweg angestellt an Kaninchen. Was die Wahl der Nahrungsstoffe für meine Zwecke betrifft, so waren in erster Linie die Kohlenhydrate in Betracht zu ziehen, deren Verwertung nach subkutaner Zufuhr besonders seit den Versuchen von Fritz Voit[1]) sehr günstig beurteilt werden mufste. Vom Fett wissen wir, dafs es aus den subkutan angelegten Depots so ungemein langsam und während einer gröfseren Zeiteinheit in so kleiner Menge zur Verwendung im tierischen Organismus kommt, dafs es sich für unsere Versuche, was die subkutane Zufuhr betrifft, nicht gut eignete. Meine Erfahrungen hierüber will ich an anderer Stelle veröffentlichen. Auch das Eiweifs läfst sich nach den bisher gemachten Erfahrungen für unsere Frage nicht gut verwenden, besonders macht die Sterilisierung zu grofse Schwierigkeiten.

---

1) Fritz Voit, Archiv f. klin. Med. 1897, Bd. 58 S. 531.

1. Abschnitt.

Anordnung und Durchführung der Versuche.

Bei allen meinen hier in Betracht kommenden Versuchen dienten als Versuchstiere durchweg männliche Kaninchen. Männchen wurden besonders aus dem Grunde genommen, weil sie sich besser katheterisieren lassen, wie die weiblichen Tiere. Auch wurde möglichst darauf geachtet, dafs das Anfangsgewicht der verwendeten Tiere von ungefähr derselben Gröfsenordnung war. Im allgemeinen schwankte dasselbe zwischen 2,5 und 3 kg. Acht von den vorliegenden zehn Versuchsreihen umfassen 6 Tage 24stündiger Beobachtung; bei zweien war die Beobachtungszeit 5 Tage. Jeder Versuchsreihe ging ein Karenztag voraus. Die Gründe dafür werden später angegeben. Diesen Karenztag verbrachten die Tiere im Tierzimmer des Instituts aufserhalb des Respirationsapparates, der sich in einem anderen Zimmer befindet. Es wurde Sorge dafür getragen, dafs die Lufttemperatur in beiden Räumen stets die gleiche war. An diesem Karenztage wurden allemal das Gewicht und die Temperatur des Tieres bestimmt; auch wurde der Harn mit dem Katheter entleert und die Blase sorgfältig ausgespült. Nach diesem Karenztage wurden die Tiere bei fortgesetztem Hunger in den kleinen Voitschen Respirationsapparat gebracht. Bekanntlich geschieht in diesem die Absorption der von dem Tiere ausgeschiedenen Kohlensäure in Doppelanalysen. Die nach der Titration berechneten Werte, deren Mittel unsere angeführten Zahlen darstellen, zeigten stets eine vortreffliche Übereinstimmung. Es wird dadurch die grofse Verläfslichkeit des Apparates aufs neue dargetan. Auch die Gasuhren des Respirationsapparates habe ich des öfteren (fünfmal) geeicht; ich konnte mich dabei überzeugen, dafs sie eine aufserordentliche Konstanz in ihren Angaben aufwiesen. Der Käfig, in welchem sich die Kaninchen im Respirationsapparat aufhielten, ist so konstruiert, dafs der in seltenen Fällen spontan gelassene Harn in ein untergeschobenes Glasgefäfs abläuft und so stets quantitativ gewonnen werden kann. Der Käfig wurde in solchen Fällen sorgfältig

ausgespült und die Sitzplatte des Tieres nachher über dem Feuer getrocknet, denn ich konnte die Beobachtung machen, dafs die Tiere in einem nassen Käfig längere Zeit den mit Wasser bedeckten Boden des Käfigs abschleckten, eine Bewegung, die, wenn sie lange fortgesetzt wird, unter Umständen von Einflufs auf die Kohlensäureproduktion sein könnte. In Ansehung der grofsen Wichtigkeit, welche die völlige Muskelruhe der Tiere für das vollkommene Gelingen des Versuches hat, wurde das Verhalten der Tiere im Käfig sehr häufig und zu jeder Tageszeit kontrolliert. Der Bewegungstrieb der Kaninchen ist ein aufserordentlich geringer. Setzt man sie zu Anfang des Versuches in den Käfig, so drehen sie sich ein paarmal um und bleiben dann völlig regungslos viele Stunden auf demselben Platze und in derselben Haltung liegen. Meine Kaninchen verhielten sich so vollständig ruhig, dafs ich von vornherein berechtigt bin, jede irgendwie in Betracht kommende Beeinflussung der Fettzersetzung durch spontane Bewegung der Tiere auszuschliefsen. Die Tiere verliefsen den Respirationsapparat nur einmal des Tages auf kurze Zeit, wenn des Morgens die unumgänglich notwendigen Vornahmen erledigt werden mufsten. Das Versuchstier wurde jeden Tag mit einem Nelatonkatheter katheterisiert. Man kann infolge der weiten Beschaffenheit der Harnröhre des Kaninchens dieselben Katheter benutzen wie beim Menschen. Nachdem der in der Blase befindliche Harn abgelaufen war, wurde so lange mit kleinen Portionen körperwarmen Wassers nachgespült, bis das Wasser klar und ungefärbt ablief; auf diese Weise gelang es, den Harn stets vollständig zu gewinnen. Im allgemeinen hielten die Kaninchen den Harn vorzüglich 24 Stunden lang; nur an den Injektionstagen selbst oder dem ersten Nachtage wurde hie und da auch spontan Harn in den Käfig entleert. Der Harn wurde dann im Mefskolben auf ein bestimmtes Volumen gebracht und zu seiner Konservierung, wie stets, mit etwas Toluol versetzt. Im allgemeinen war der Harn[1]) immer von derselben Art und Weise; die Farbe

1) Einer Erscheinung mufs ich noch Erwähnung tun. Hie und da ging in das Toluol, welches die oberste Fläche des Harnes abschlofs, ein mehr

schwankte zwischen bernsteingelb und einem hellen Braun. Der Harn, welcher am ersten Karenztage entnommen wurde, war von der trüben Beschaffenheit und alkalischen Reaktion, wie wir sie im allgemeinen beim gefütterten Pflanzenfresser finden.

An diesem Tage war auch das Ausspülen der Blase mit etwas gröfserer Umständlichkeit verbunden. Das Gewicht der Tiere wurde jeden Tag nach dem Katheterisieren bestimmt. Die Temperatur wurde vor dem Katheterisieren gemessen, da durch das Ausspülen der Blase, wie Kontrollversuche lehrten, eine kleine lokale Temperaturerniedrigung geschaffen wird. Die Temperatur wurde stets in derselben Tiefe von 6 cm im After gemessen. Die Eigenwärme des Tieres ist ja von grofser Bedeutung für die Zersetzungsgröfse des Organismus, und ich komme später auf diesen Punkt noch zurück. Es war natürlich nicht möglich, zu verschiedenen Tageszeiten die Temperatur zu bestimmen, weil eine Unterbrechung des Versuches und eine Herausnahme des Tieres nicht angängig war, ohne den Versuch wesentlich zu gefährden. In weitaus den meisten Versuchen war die Eigenwärme der Tiere völlig normal und zeigte zwischen den einzelnen Versuchstagen nur minimale Differenzen. Wenn selbst nun auch die Tiere innerhalb der einzelnen Versuchsperioden von 24 Stunden nicht immer ihre normale Temperatur

---

oder weniger intensiv roter Farbstoff über. Gewöhnlich geschah dies bei Harnen, welche am Injektionstage selbst oder an einem der folgenden Tage gelassen wurden, allein ich konnte in einzelnen Fällen auch in einem vor dem Injektionstage gewonnenen Harn derartig gefärbtes Toluol beobachten. Irgend eine Gesetzmäfsigkeit beim Auftreten dieses Farbstoffes konnte ich nicht feststellen. Ich konnte in einem besonders stark gefärbten Toluol durch Verdampfen des Lösungsmittels den Farbstoff gewinnen, welches sich als ein nicht stecknadelkopfgrofses, wohl kaum wägbares Pünktchen am Glase klebend erwies. Der Farbstoff löste sich mit intensiv roter Farbe in Äther, wurde weder durch verdünnte Säuren noch Alkalien verändert. Durch Reduktion in salzsaurer Lösung mit Zinkstaub wurde er entfärbt. Es gelang mir nicht, den Stoff in einer Menge darzustellen, welche eine genaue Untersuchung ermöglicht hätte. Eine Identität mit den bisher beschriebenen bekannteren Harnfarbstoffen konnte ich nicht feststellen; das Spektrum war undeutlich. Da das Toluol schwefelfrei war, kann es sich in diesem Falle nicht um ein Kondensationsprodukt des in unreinem Toluol vorkommenden Tiophens oder seiner Derivate mit dem Isatin des Harnes handeln.

beibehalten würden, so käme, wie Rubner[1]) ausführt, diese Fehlerquelle doch nur bei kurz dauernden Versuchen in Betracht, dafs nämlich einfache Wärmemessungen keine völlige Garantie für die Intaktheit des Wärmevorrates des Körpers geben. Man kann aber diese Unsicherheiten so gut wie völlig eliminieren, wenn man volle Tagesversuche anstellt und die Versuche zu bestimmten Tageszeiten anfängt und beendet. Und dies ist ja in unserer Versuchsanordnung durchgängig geschehen. Die Wärmezustände der Umgebung sind, wie wir aus vielen Arbeiten wissen, bei Respirationsversuchen sehr wichtig. Die Lufttemperatur wurde daher in allen Versuchen möglichst gleichmäfsig gehalten. Im allgemeinen wurde eine mittlere Umgebungstemperatur gewählt und jeder extreme Zustand vermieden, da der Organismus bei hohen Temperaturen ganz anders arbeitet wie bei niederen.

Technik der Injektion.

Als Vertreter der Kohlenhydratgruppe wählte ich den wasserfreien Traubenzucker von Merck. Was die Menge des angewandten Zuckers anlangt, so wurde dem Tier so viel Dextrose einverleibt, als dem Vertretungswerte des im Hunger während eines der ersten Karenztage zur Zersetzung gelangenden Fettes entsprach. Ich nahm auf Grund dieser Berechnung im allgemeinen 32 g Zucker. Die von mir verwandten Traubenzuckermengen äufserten, wie ich gleich vorausschicken möchte, keinerlei toxische Wirkung auf den Organismus. In keinem Falle konnte Eiweifs im Urin nachgewiesen werden. Der Zucker wurde zur Subkutaneinverleibung als 10%ige, bei innerlicher Darreichung als 20%ige Lösung in destilliertem Wasser gegeben. Die Konzentration der eingespritzten Lösung ist besonders bei den Subkutanversuchen von Wichtigkeit. Ich sah bei den vielen von mir benutzten Tieren niemals ein Zeichen von Schmerz bei der Injektion.

Da der Wärmeverlust des Körpers durch Einführung kühler Nahrung, besonders also kalten Wassers, nicht unerheblich sein

1) Max Rubner, Zeitschr. f. Biol. 1894, Bd. 30 S. 116.

kann und auch andererseits eine Herabsetzung der Eigenwärme des Tieres hinsichtlich der Kohlensäure-Ausscheidung sich sehr bemerklich macht, so wurde diese Lösung stets auf Körpertemperatur erwärmt. Die Injektion der Zuckerlösung per os wurde ausgeführt mittels einer Schlundsonde und einer Spritze von ca. 100 ccm Inhalt. Die Tiere waren bei dieser Prozedur stets kurze Zeit aufgebunden. Das Ganze war allemal nach 3 bis 4 Minuten vorüber. Zur subkutanen Injektion diente der von Fritz Voit angegebene Apparat[1]), der im Prinzip aus einem Trichter, einem Schlauch und der Einstichkanüle besteht. Der ganze Apparat wurde mit der zur Injektion bestimmten Zuckerlösung 3 Stunden lang in strömendem Dampf sterilisiert und erst kurz vor dem Versuche aus dem Sterilisationskasten genommen. Diesem Umstande ist es wohl zu verdanken, dafs ich in keinem einzigen meiner Subkutanversuche eine Abszefsbildung beobachten konnte. Nachdem nun die Kanüle in das Unterhautzellgewebe des Tieres eingestochen worden war, wurde die Zuckerlösung durch den Druck der in dem langen Schlauch befindlichen Flüssigkeitssäule langsam in das Unterhautzellgewebe eingetrieben. Die noch im Trichter und Schlauch befindliche Lösung wurde durch Nachspülen mit destilliertem Wasser in eine Schale gebracht, auf dem Wasserbade eingeengt und in einer gewogenen Platinschale zur Trockne verdampft. Auf diese Weise wurde also das nicht eingesprizte Zuckerquantum zurückbestimmt, welches dann zugleich mit dem eventuell im Harn erschienenen Zucker für die Berechnung des physiologischen Nutzeffektes von der injizierten Zuckermenge in Abrechnung gebracht wurde. Massage zur Verteilung der Flüssigkeit unter der Haut ist, wie schon Fritz Voit angegeben hat, völlig überflüssig. Dagegen habe ich einigemal bemerken können, dafs nachträglich durch die Einstichöffnung Flüssigkeit austrat. Ich habe dann bei späteren Versuchen das Tier stets ungefähr $^3/_4$ Stunden aufserhalb des Respirationsapparates beobachtet.

---

1) Fritz Voit, a. a. O., S. 529.

2. Abschnitt.

Ich gehe jetzt über zur Mitteilung meiner eigenen Versuche, deren Ergebnisse ich in den folgenden Tabellen so angeordnet habe, dafs diese zugleich als Versuchsprotokolle dienen.

Im ersten Kapitel kommen die Versuche mit innerlicher Darreichung von Dextrose zur Abhandlung, im zweiten die mit subkutaner Zufuhr. Der besseren Übersicht wegen will ich zuerst nur die in jeder Versuchsreihe gewonnenen Zahlen in möglichst knapper Form darlegen und dann die entsprechenden Zahlen zuzusammenfassend besprechen. Die Anordnung der Tabellen habe ich so gehalten, dafs die wichtigen Tatsachen ohne weiteres von ihnen abgelesen werden können. In der ersten Spalte ist das Gewicht der Tiere bemerkt, wie es sich jeden Morgen um dieselbe Zeit nach dem Katheterisieren ergab. In der zweiten Reihe steht die vom Tier innerhalb der 24 stündigen Versuchsperioden ausgeschiedene Kohlensäuremenge. Dann folgen in gleicher Weise in den nächsten Spalten die Zahlen für Stickstoffausscheidung, Harnmenge und Temperatur des Tieres. In der letzten Spalte endlich ist diejenige Zuckermenge verzeichnet, welche am Injektionstage selbst mit dem Harn ausgeschieden wurde. Von der am Kopf der Tabelle angegebenen injizierten Zuckermenge ist immer schon dasjenige Zuckerquantum in Abrechnung gebracht, welches bei der Vornahme der Infusion resp. Injektion zu Verluste ging, d. h. in den hiezu gebrauchten, bereits angegebenen Apparaten zurückblieb und dann zurückbestimmt wurde. Wie wir sehen, ist diese zurückbestimmte Menge im grofsen und ganzen ziemlich gleich grofs für die einzelnen Fälle.

1. Kapitel.

Die Versuche mit Darreichung von Traubenzucker per os.

Tabelle 1.

Versuch Ib, 18.—24. Januar 1903.

Kaninchen. Injektion per os von 31,25 g Dextrose auf zweimal zu gleichen Teilen mit je 150 ccm dest. Wasser.

Verwertet: 31,25 g.

Temperatur des Käfigs: 18° C i. M.

Tag	Gewicht g	CO_2 g	N g	Harn ccm	Temp. °C	Zucker im Harn
1	2767	—	—	—	38,8	—
2	2650	45,17	1,212	50	38,7	—
3 a	**2625**	**27,30** } **56,31**	**0,6936** } **1,0646**	**100**	**38,9**	—
3 b		**29,01**	**0,3710**	**170**	**38,5**	—
4	2575	43,20	0,8162	35	38,5	—
5	2501	37,75	0,9727	80	38,4	—

(Die halbfetten Zahlen stellen die Werte an den Injektionstagen dar.)

Bei diesem Versuche, der als einziger von den per os-Versuchen nur fünf Tage umfafst, wurde am Injektionstage 3a und 3b die Injektion in zwei Zeiten durchgeführt: die erste morgens um 9 Uhr, die zweite abends um 9 Uhr, wobei jedesmal die Hälfte der im ganzen eingespritzten Zuckerlösung in Anwendung kam. Es ist dies auch der einzige Versuch per os, in welchem eine 10proz. Lösung eingeführt wurde, während sonst stets 20proz. Lösungen verwendet wurden.

Über die Kohlensäureausscheidung im ganzen wird später im Zusammenhange berichtet werden. Die Temperatur konnte in diesem Versuch während des eigentlichen Versuchstages zweimal (morgens und abends 9 Uhr) gemessen werden; wir sehen, dafs nur ein aufserordentlich kleiner Unterschied sich ergibt.

Tabelle 2.

Versuch IIb, 2.—8. März 1903.

Kaninchen. Injektion per os von 31,797 g Dextrose in 150 ccm Wasser.

Verwertet: 31,11 g.

Temperatur des Käfigs: 19° C.

Tag	Gewicht g	CO_2 g	N g	Harn ccm	Temp. °C	Zucker im Harn
1	3054	—	—	—	38,7	—
2	2809	56,01	1,64	65	38,9	—
3	2682	50,16	1,59	45	38,8	—
4	**2592**	**58,16**	**1,021**	**80**	**39,1**	**0,6875**
5	2591	43,34	1,292	66	39,1	—
6	2495	39,81	1,64	50	38,5	—

Tabelle 3.

Versuch IIIb, 10.—16. Juni 1903.

Kaninchen. Injektion von 31,12 g Dextrose in 150 ccm Wasser.

Verwertet: 30,11 g.

Temperatur des Käfigs: 19° C.

Tag	Gewicht g	CO_2 g	N g	Harn ccm	Temp. ° C	Zucker im Harn
1	2921	—	—	—	38,6	—
2	2799	45,88	1,291	48	38,7	—
3	2713	45,45	1,331	40	38,6	—
4	**2589**	**55,42**	**1,054**	**37**	**38,6**	**1,01**
5	2622	42,49	1,081	36	38,8	—
6	2563	43,70	2,595	50	39,0	—

Tabelle 4.

Versuch IVb, 25. Nov.—1. Dez. 1903.

Kaninchen. Injektion per os von 31,7 g Dextrose in 150 ccm dest. Wasser.

Verwertet: 31,7 g.

Temperatur des Käfigs im Mittel: 18° C.

Tag	Gewicht g	CO_2 g	N g	Harn ccm	Temp. ° C	Zucker im Harn
1	2841	—	—	—	39,1	—
2	2753	54,38	1,418	60	39,3	—
3	2661	49,00	1,690	40	39,3	—
4	**2486**	**59,12**	**1,226**	**50**	**39,2**	—
5	2536	46,04	1,184	90	39,1	—
6	2452	49,01	1,243	55	39,3	—

Tabelle 5.

Generaltabelle

der N-Ausscheidung bei den »per os«-Versuchen.

Versuchstag	Nr. Ib 2767 g	Nr. IIb 3054 g	Nr. IIIb 2921 g	Nr. IVb 2841 g
1	—	—	—	—
2	1,212	1,64	1,291	1,418
3	**1,065**	1,59	1,331	1,69
4	0,816	**1,021**	**1,054**	**1,226**
5	0,973	1.292	1,081	1,184
6	—	1,64	2,595	1,243

Die Stickstoffausscheidung.

Wir wissen aus den Untersuchungen von C. Voit[1]), dafs, wenn auch die Stickstoffausscheidung in verschiedenen Reihen bei dem gleichen Tiere sich nach mehreren Hungertagen so ziemlich auf gleicher Höhe erhält, doch die Anfangsausscheidung ganz aufserordentlich verschieden ist. Diese grofsen Schwankungen in der Eiweifszersetzung stellen sich eben, wie C. Voit entwickelt, vor allem abhängig dar von der während der vorausgehenden Nahrungsaufnahme verzehrten Eiweifsmenge. Ich habe am ersten Karenztage die N- und CO_2-Ausscheidung deshalb nicht bestimmt, weil an diesem Tage die Menge des sog. zirkulierenden Eiweifses und das im Körper oder im Darm noch befindliche Futter von Einflufs ist. Die am zweiten Karenztage von uns beobachteten Zahlen zeigen eine grofse Übereinstimmung. Der Unterschied zwischen der vom leichtesten und schwersten Tiere ausgeschiedenen Stickstoffmenge beträgt nur 0,4 g. Auf das Verhalten der Stickstoffausscheidung am dritten Karenztage will ich näher eingehen. Als solche kommen nur die entsprechenden Tage der Versuche IIb, IIIb und IVb in Betracht, da ja beim Versuch Ib der Injektionstag auf den dritten Karenztag verlegt wurde. Es läfst sich nun bei Versuch IIIb und IVb an diesem Tage ein Anstieg von 0,04 g resp. 0,28 g beobachten, während beim Versuch IIb ein minimaler Abfall statthat. Dieselbe Tatsache des Anstieges der Stickstoffausscheidung am dritten Karenztage beim Kaninchen ist auch von May[2]) beschrieben worden, welcher der einschlägigen Literatur Erwähnung tut und sich in der Deutung dieser Erscheinung der sogleich zu besprechenden Erklärung Prausnitz' anschliefst. May fand bei seinen sämtlichen 5 normalen Tieren einen Anstieg der N-Ausfuhr am dritten Karenztage um 0,04—0,34. Sowohl diese Zahlen als auch das Gewicht der von ihm verwendeten Tiere decken sich mit meinen Befunden.

Prausnitz[3]) hat die Eiweifszersetzung beim Menschen während der ersten Hungertage bestimmt. Er fand dabei die

1) C. Voit, Zeitschr. f. Biol. 1866, Bd. 2 S. 307
2) R. May, Zeitschr. f. Biol. 1894, Bd. 30 S. 30.
3) Prausnitz, Zeitschr. f. Biol. 1892, Bd. 29 S. 151.

N-Ausscheidung des zweiten Hungertages gegenüber dem ersten in 12 von 15 Fällen gesteigert. Die Ursache dieser Steigerung sieht er in dem Schwinden des Glykogenvorrates, welcher am ersten Hungertage noch etwas Eiweifs vor der Zersetzung schützt. Auch Munk und Müller[1]) haben an den Hungerern Cetti und Breithaupt sowie Luziani am Hungerer Succi ebenfalls das Ansteigen der Stickstoffausscheidung am dritten und vierten Hungertage über den Wert des zweiten Tages hinaus konstatiert. Es ist demnach durch dieses auch bei unseren Versuchen beobachtete Verhalten eine gewisse Gewähr dafür geboten, dafs der im Körper des Tieres befindliche Reservevorrat an Glykogen so weit verschwunden ist, dafs wir am folgenden (dem vierten) Hungertage damit rechnen dürfen, dafs nunmehr nur noch Fett und Eiweifs zersetzt werden. Am Injektionstage, dem dritten Tage des Versuches Ib und dem vierten der Versuche IIb bis IVb, wurden nun den Tieren ca. 31 g Dextrose gegeben. C. Voit[2]) hat in seinen Arbeiten über den Einflufs der Kohlenhydrate auf den Eiweifsverbrauch festgestellt, dafs selbst durch die reichlichste Zufuhr von Kohlenhydraten doch immer noch Eiweifs vom Körper abgegeben wird, dafs also mit anderen Worten die Bedingungen der Eiweifszerstörung noch fortbestehen. Deshalb kann sich ja auch ein Tier mit Fett allein, so wenig als mit Kohlenhydrat allein, stofflich erhalten. Beide Nahrungsstoffe sind bekanntlich imstande, den Eiweifsumsatz etwas herabzudrücken. Die Ersparung durch die Kohlenhydrate ist allerdings nicht grofs, sie beträgt nach den Versuchen C. Voits 9—15 %.

Bei den Versuchen IIb, IIIb und IVb sehen wir ebenfalls unter dem Einflusse der beigebrachten Kohlenhydratmenge einen Abfall der Stickstoffausscheidung eintreten, dessen zahlenmäfsiges Verhalten ich in der folgenden Tabelle 6 anführe. Beim Versuch Ib zeigt sich auffallenderweise kein Abfall der Stickstoffausscheidung am Injektionstage. Sie ist vielmehr an diesem Tage gerade so grofs, wie sie auch ohne Kohlenhydratzufuhr gewesen wäre. Da in der

1) Curt Lehmann, Fr. Müller, J. Munk, Senator, Zuntz. Virchows Archiv, Bd. 131, Suppl. 1893, S. 21 u. 117.

2) C. Voit, Zeitschr. f. Biol. 1869, Bd. 5 S. 432; 1873, Bd. 9 S. 485.

Tabelle 6.

	N erspart g	N erspart %
I b	0,0	0
II b	0,420	29,1
III b	0,152	12,6
IV b	0,211	14,69

späteren Hungerperiode beim Menschen und Säugetier die Stickstoffausscheidung eine ganz allmählich absinkende Kurve darstellt, entsprechend der Abnahme der Zellmasse des Körpers, so durften die Zahlen, aus denen ich die obenstehenden Werte gewonnen habe, nicht einfach durch Vergleich der am Injektionstage selbst gefundenen Zahlen mit denen des Vortages berechnet werden. Es war zu diesem Zwecke vielmehr die Zahl heranzuziehen, wie sie sich durch einen Vergleich der am Vor- und Nachtage des Injektionstages erschienenen N-Werte ergab, mit anderen Worten: die Zahl der Stickstoffausscheidung, wie sie beim fortdauernden Hunger ohne Kohlenhydratzufuhr zu erwarten gewesen wäre.[1])

Der fünfte Tag bietet nichts Bemerkenswertes bezüglich der Stickstoffausscheidung; am sechsten Tage läfst sich im Versuche IIIb der Beginn der prämortalen Stickstoffsteigerung deutlich beobachten. Dieses Phänomen tritt bekanntlich dann ein, wenn die im Tierkörper befindliche Fettmenge im Verhältnis zum Eiweifs[2]) gering ist und statt des Fettes organisiertes Eiweifs gelöst werden mufs zur weiteren Unterhaltung des Organismus. Im übrigen ist dies gleichmäfsige Verhalten der N-Ausscheidung in den vier Versuchsreihen ein wichtiger Hinweis dafür, dafs die Harngewinnung durch die Methode des Katheterisierens stets eine vollständige war.

Die Kohlensäureausscheidung.

Wir wissen seit den Arbeiten von Pettenkofer und Voit, dafs beim hungernden Fleischfresser nach Verbrauch des Reservekohlenhydratvorrates nur Eiweifs und Fett zur Zersetzung ge-

1) E. Heilner, Zeitschr. f. Biol. 1905, Bd. 47 S. 542.

2) Erw. Voit, Die Gröfsen des Eiweifszerfalles im Hunger. Zeitschr. f. Biol. 1901, Bd. 41 S. 195.

langen. Für den hungernden Pflanzenfresser trifft dies ebenfalls zu. Rubner[1]) hat untersucht, ob beim Kaninchen möglicherweise bei Beginn der Hungerreihe noch Kohlenhydrate aus dem Darm aufgenommen und statt des Fettes verbrannt würden. Er konnte zeigen, dafs eine solche nachträgliche Resorption, die in nur unbeträchtlichem Mafse bei dem mit Milch und Brot und etwas Heu ernährten Kaninchen stattfindet, keinesfalls über die ersten Hungertage hinaus wirkt. Das hungernde Tier scheidet seinen Kohlenstoff fast ausschliefslich in der Atemluft und dem Harne aus. Die mit dem Kot ausgeschiedene Menge ist so ungemein gering, dafs sie völlig vernachlässigt werden darf. Dem Einwande, dafs in den ersten Hungertagen nicht allein Fett sondern auch Glykogen zerlegt wird, dafs also nicht der ganze nach Abzug des Eiweifses verbleibende C-Anteil als Fettkohlenstoff in Rechnung zu setzen wäre, begegneten wir, wie schon gesagt (S. 184), dadurch, dafs wir jeder Versuchsreihe einen Hungertag vorangehen liefsen. Der eigentliche Versuchstag fällt ja stets auf die späteren Hungertage, an denen wir diesen Umstand nicht mehr berücksichtigen müssen. Da nun der C-Anteil des zersetzten Eiweifses in strenger Relation zum ausgeschiedenen N steht, so können wir nach Abzug dieses Anteiles die C-Menge bestimmen, welche beim Hunger vorzüglich dem zersetzten Fette entstammt.

Ich habe alle hierher gehörigen Zahlen in der folgenden Generaltabelle 7 zusammengestellt.

Tabelle 7.

Generaltabelle
des Verhaltens der CO_2-Ausscheidung in den Versuchen mit innerlicher Darreichung von Dextrose.

Versuch	1. Tag	2. Tag	3. Tag	4. Tag	5. Tag	6. Tag
Ib	Karenz	45,70	**56,81**	43,20	37,75	—
IIb	»	56,01	50,16	**58,16**	43,34	39,81
IIIb	»	45,88	45,45	**55,42**	42,49	43,70
IVb	»	54,38	49,00	**59,12**	46,04	49,01

1) Rubner, Zeitschr. f. Biol. 1881, Bd 17 S 227.

Wir wissen, dafs im Hungerzustand die Fettzersetzung sowohl wie die Eiweifszersetzung allmählich abnehmen. Die letzten Hungertage, an denen ja bekanntlich die Fettzersetzung infolge starker Abnahme des im Körper befindlichen Fettvorrates ganz aufserordentlich gering wird, während das jetzt zum Schmelzen gebrachte Eiweifs die Bedürfnisse des Organismus gröfstenteils decken mufs: diese dem Tod kurz vorangehenden Tage kommen ja für unsere Überlegung nicht in Betracht. Wir haben also, Hand in Hand mit dieser Erscheinung beim normalen hungernden Tiere, auch ein allmähliches Absinken der Kohlensäureausscheidung zu erwarten. Diese Erscheinung ist nun, wenn wir vorerst vom Injektionstage absehen, durchweg in unseren Versuchen zu beobachten, wie die Tabellen im einzelnen und die Generaltabelle zeigen. Nur der letzte Tag des Versuches IIIb macht eine kleine Ausnahme, da hier bereits die prämortale Stickstoffsteigerung begonnen hat und der Eiweifszerfall um mehr als das Doppelte gestiegen ist, während die Fettzersetzung beträchtlich abgenommen hat. An diesem Tage ist für einen Teil des sonst beim Hunger zerstörten Fettes Eiweifs in isodynamen Mengen zerstört worden, welches bei der Verbrennung mehr CO_2 liefert als die entsprechende Fettmenge.

Gehen wir jetzt auf die Injektionstage selbst ein, so sehen wir hier durchweg in allen Versuchen einen entschiedenen und in seiner Gröfsenordnung völlig übereinstimmenden Anstieg der Kohlensäureausscheidung. Diesen Anstieg habe ich in der Tabelle 8 veranschaulicht.

Tabelle 8.

Anstieg der CO_2-Ausscheidung.

Nr. des Versuches	Gewicht des Tieres g	Verwertete Dextrose g	Anstieg der CO_2-Ausscheidung g	Anstieg der CO_2-Ausscheidung %
Ib	2625	31,25	12,12	27,5
IIb	2592	31,11	11,42	24,4
IIIb	2539	30,11	11,45	26,03
IVb	2486	31,70	11,60	24,4

Das Gewicht der Tiere bezieht sich auf die am Injektionstag beobachteten Werte. Es ist für alle Tiere so ziemlich überein-

stimmend. In der zweiten Spalte steht die eingespritzte und vom Tier verwertete Zuckermenge, die ebenfalls in allen vier Versuchen so gut wie völlig gleich ist. Der Anstieg der Kohlensäureausscheidung wurde berechnet nach dem Prinzip, das ich schon weiter oben S. 186 dargelegt habe. Wir sehen, dafs der absolute Anstieg in unseren Versuchen zahlenmäfsig derselbe ist. Der Tierkörper hat also in allen vier Fällen völlig gleich reagiert, woraus hervorgeht, dafs die Versuchsbedingungen stets die gleichen waren.

Wenn wir nun vorerst gar nicht daran denken würden, dafs an dem Tage an welchem sich diese aufserordentliche Steigerung der Kohlensäureproduktion zeigt, ein ganz anderes Material zur Verbrennung gelangt ist, als an den Vor- und Nachtagen, so müssten wir in erster Linie annehmen, dafs diese Mehrung herrührt von mehrzersetztem Körperfett. Wir müfsten im Verfolge dieser Idee weiter annehmen, dafs sich Einflüsse geltend gemacht hätten, welche auf den Fettzerfall fördernd gewirkt hätten, und als solches förderndes Moment käme in unserem Falle wieder in erster Linie die Arbeit in Betracht. Es könnte also auf den ersten Blick und ohne weitere Überlegung so aussehen, als ob in der Tat durch die Aufnahme einer gewissen Nahrungsmenge eine »Verdauungsarbeit« geleistet worden sei. Wir werden gleich sehen, wie durchaus unzutreffend und unrichtig eine solche Annahme wäre.

Einleitend mufs noch einmal daran erinnert werden, dafs weder die Kohlensäureausscheidung noch die Sauerstoffaufnahme ein genaues Mafs des Stoffwechsels bieten; darüber hat schon vor längeren Jahren C. Voit[1]) auf das ausführlichste geschrieben. Später haben Rubner[2]) und Magnus-Levy[3]) erneut auf diesen Umstand hingewiesen. Ich will daher zur besseren Übersicht nur einige Konstanten anführen.

100 Fett geben bei ihrer Verbrennung 281 CO_2.

100 » sind äquivalent 243 Zucker.

243 Zucker geben bei ihrer Verbrennung 357 CO_2.

---

1) C. Voit, Zeitschr. f. Biol. 1878, Bd. 14 S. 137 ff.

2) Max Rubner, Zeitschr. f. Biol. 1885, Bd. 21 S. 357 ff.

3) Magnus-Levy, Archiv f. Physiol. 1894, Bd. 55 S. 6.

Wenn wir diese Verschiedenheit der CO_2-Ausscheidung prozentisch ausdrücken, so haben wir folgenden Ansatz zu machen:

$$243 : 357 = 100 : x \qquad x = 127,1.$$

Es wird demnach, wenn an Stelle einer bestimmten Menge Fett die isodyname Menge Kohlenhydrat verbrennt, eine um 27 % gröfsere Kohlensäuremenge resultieren müssen. Die gesteigerte Kohlensäureproduktion ist also, wie eben dargelegt, durchaus von vornherein kein Zeichen eines quantitativ vermehrten Stoffwechsels, sie wird vielmehr unter den gegebenen Verhältnissen nur der Ausdruck sein für eine qualitative Änderung des zur Verbrennung gelangenden Materiales. Diese Verhältnisse kommen vortrefflich zum Ausdruck in der S. 188 angeführten Tabelle 8.

Wir haben im vorstehenden die stoffliche Betrachtung der Zersetzungen durchgeführt; ihr kann man nun noch die in Wärmeeinheiten ausgedrückte energetische Berechnung des Kraftumsatzes anschliefsen. Diese Berechnung ist jedoch nur möglich auf Grundlage genauer Kenntnis der stofflichen Vorgänge, welche vorher durch den Respirationsversuch und die gleichzeitige Bestimmung der Eiweifszersetzung ermittelt werden müssen. Die kalorische Darstellung bietet also nichts eigentlich Neues für die Kenntnis des Stoffwechsels und der Ernährung, sie ist vielmehr im grofsen und ganzen nur eine Umschreibung der durch das ursprüngliche Experiment gewonnenen Daten der Stoffzersetzung. Aus der Betrachtung einer blofsen Kalorienzahl können wir ja von vornherein durchaus keinen Schlufs ziehen, ob sie aus der Verbrennung von Eiweifs oder Fett oder Kohlenhydrat oder einem beliebigen Gemische dieser Verbindungen resultiert. Ebensowenig weifs man auf Grund einer Kalorienzahl, mit was man den Organismus in bestimmten Fällen am besten ernähren, d. h. auf seinem stofflichen Bestand erhalten kann.[1]) In unserem Falle jedoch, in welchem wir die Beteiligung jedes einzelnen Nahrungsstoffes genau kennen, bildet die energetische Betrachtung eine zweckmäfsige Ergänzung, indem sie gestattet, den

---

1) C. Voit, Münch. med. Wochenschr. 1902, S. 235.

Gesamtkraftumsatz in einer einzigen Zahl übersichtlich auszudrücken.

Die Berechnung der kalorischen Werte habe ich ausgeführt, indem ich die Werte zugrunde legte, welche Max Cremer[1]) in seiner Arbeit über die Verwertung der Rhamnose benutzt hat:

N = 2,4 Resp. Eiweifs C = 25 Kal.[2])
1 Fett C = 12,42 Kal.[3])
1 Dextrose C = 9,25 Kal.[4])

Ich lasse jetzt die Tabellen 9—12 folgen.

Tabelle 9.
Injektion per os Ib.

Tag	Eiweifs C	Respir. C - Eiw. C	Kalorien aus Eiweifs	Kalorien aus Fett	Kalorien aus Dextrose	Summe der Kalorien	
1	—	—	—	—	—	—	
2	2,909	9,40	30,30	116,8	—	147,1	
3a	1,664	5,8	17,34	0	53,64	70,98	146,18
3b	0,891	7,02	9,27	3,97	61,96	75,20	
4	1,96	9,83	20,41	113,7	—	134,11	
5	2,335	7,96	24,32	98,79	—	123,11	

Tabelle 10.
Injektion per os IIb.

Tag	Eiweifs C	Respir. C - Eiw. C	Kalorien aus Eiweifs	Kalorien aus Fett	Kalorien aus Dextrose	Summe der Kalorien
1	—	—	—	—	—	—
2	3,936	11,35	41,0	140,9	—	181,9
3	3,816	9,87	39,75	122,6	—	162,3
4	2,450	0,97	25,52	12,05	115,0	152,57
5	3,101	8,7	32,30	108,0	—	140,3
6	3,936	6,93	41,0	86,16	—	127,16

1) Max Cremer, Zeitschr. f. Biol. 1901, Bd. 42 S. 457.
2) Max Rubner, Die Quelle der tierischen Wärme. Zeitschr. f. Biol. 1894, Bd. 30 S. 91.
3) F. Stohmann, Über den Wärmewert der Bestandteile der Nahrungsmittel. Zeitschr. f. Biol. 1895, Bd. 31 S. 377 oben.
4) B. Tollens, Handbuch d. Kohlenhydrate 1888, Bd. 1 S. 28.

Tabelle 11.

Injektion per os III b.

Tag	Eiweifs C	Respir. C - Eiw. C	Kalorien aus Eiweifs	Kalorien aus Fett	Kalorien aus Dextrose	Summe der Kalorien
1	—	—	—	—	—	—
2	3,098	9,42	32,28	117,0	—	149,3
3	3,194	9,21	33,28	114,4	—	147,7
4	2,529	0,54	26,36	6,691	111,4	144,45
5	2,594	9,0	27,02	111,8	—	138,8
6	6,228	5,69	64,88	70,6	—	135,5

Tabelle 12.

Injektion per os IV b.

Tag	Eiweifs C	Respir. C - Eiw. C	Kalorien aus Eiweifs	Kalorien aus Fett	Kalorien aus Dextrose	Summe der Kalorien
1	—	—	—	—	—	—
2	3,40	11,48	35,45	141,9	—	177,35
3	4,05	9,32	42,25	115,7	—	157,95
4	2,94	0,48	30,65	5,96	118,0	154,61
5	2,84	9,72	29,6	120,7	—	150,3
6	2,98	10,39	31,07	129,0	—	160,07

Zuletzt stelle ich die so gewonnenen kalorimetrischen Werte in einer Gesamttabelle 13 zusammen und setze daneben zur bequemeren Orientierung noch einmal die Tabelle der Kohlensäureausscheidung 14.

Tabelle 13.

Generaltabelle

des Verhaltens der Kalorienproduktion in den Versuchen mit innerlicher Darreichung von Dextrose.

Versuch	Tag 1.	2.	3.	4.	5.	6.
I b	—	147,1	146,18	134,11	123,11	—
II b	—	181,9	162,3	152,57	140,3	127,16
III b	—	149,3	147,7	144,45	138,8	135,5
IV b	—	177,35	157,95	154,61	150,3	160,07

Tabelle 14.

Generaltabelle
des Verhaltens der CO_2-Ausscheidung in den Versuchen mit innerlicher Darreichung von Dextrose.

Versuch	1.	2.	3.	4.	5.	6.
	Tag					
Ib	—	45,7	56,31	43,20	37,75	—
IIb	—	56,01	50,16	58,16	43,34	39,81
IIIb	—	45,88	45,45	55,42	42,49	43,7
IVb	—	54,38	49,0	59,12	46,04	49,01

Wir sehen nun in schönster Weise durchweg in allen Versuchen dasselbe Verhalten: ein allmähliches gleichmäfsiges Absinken der Kalorienproduktion als Ausdruck des Gesamtkraftwechsels im Hunger. Dieses gleichmäfsige Sinken macht nun, und das ist die Hauptsache, auch nicht Halt am Tage der Kohlenhydratzufuhr, an welchem die Kohlensäureausscheidung durchweg einen so grofsen Anstieg erfährt. Kurzum die Kalorien-Produktion, d. h. der Kraftwechsel des Tieres, verhält sich trotz der Dextrosezufuhr genau so wie beim Hunger. Es ist also, was sich übrigens schon aus der stofflichen Betrachtung ableiten liefs, unwiderleglich dargetan, dafs für das im Hungerzustande verbrannte Körperfett das am Injektionstage zugeführte Kohlenhydrat einsprang, welches zwar mehr Kohlensäure, nicht aber mehr Wärme lieferte. Es kann demnach keine Rede sein von einer durch irgend welche Arbeit bedingten Mehrung des Stoffumsatzes, und wir sehen mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit, dafs die Aufnahme einer dem Hungerbedarf entsprechenden Traubenzuckermenge, welche übrigens noch, um das hervorzuheben, in einer für das betreffende Tier recht beträchtlichen Wassermenge gelöst war, erfolgt, ohne dafs eine zum Ausdruck gelangende Arbeit der in Betracht kommenden Organe geleistet wird. Um endlich das so gewonnene Bild noch zu vervollständigen, habe ich aus dem ausgeschiedenen N und C nach der von C. v. Voit geschaffenen Methode die Eiweifs- und Fettzersetzung berechnet. Für die Traubenzuckertage habe ich die

eingeführte Dextrose in Rechnung gestellt. Diese Tabellen geben uns jetzt noch eine viel klarere Vorstellung der Umsatzverhältnisse. Bei den zuerst angeführten Tabellen, wie sie sich unmittelbar aus dem Versuch heraus ergaben, kann man diese von vornherein nicht ohne weiteres ablesen. Denn es mufs selbstverständlich aus dem C-Anteile des ausgeschiedenen Stickstoffes erst berechnet werden, wieviel Kohlenstoff dem zersetzten stickstofffreien Rest entstammt. Für diesen stickstofffreien Rest ist an den Hungertagen das Fett als Quelle heranzuziehen. Am Tage der Kohlenhydratzufuhr verbrennt nun aber der Zucker und schützt, wie wir jetzt deutlich sehen, durch seine Verbrennung das Fett.

Ich lasse die Tabellen 15—18 folgen.

Tabelle 15.

Tabelle zu Ib.

Tag	Eiweifs g	Fett g	Dextrose g
1	—	—	—
2	7,57	12,22	—
3a	**4,34**	**0**	**15,62**
3b	**2,32**	**0,416**	**15,62**
4	5,10	12,78	—
5	6,08	10,35	—

Tabelle 16.

Tabelle zu IIb.

Tag	Eiweifs g	Fett g	Dextrose g
1	—	—	—
2	10,25	14,75	—
3	9,94	12,83	—
4	**6,37**	**1,26**	**31,11**
5	8,08	10,71	—
6	10,25	9,01	—

Tabelle 17.

Tabelle zu IIIb.

Tag	Eiweifs g	Fett g	Dextrose g
1	—	—	—
2	8,09	12,24	—
3	8,32	11,97	—
4	**6,59**	**0,7**	**30,11**
5	6,76	11,7	—
6	16,22	7,46	—

Tabelle 18.

Tabelle zu IVb.

Tag	Eiweifs g	Fett g	Dextrose g
1	—	—	—
2	8,86	14,85	—
3	10,56	12,11	—
4	**7,666**	**0,62**	**31,70**
5	7,40	12,63	—
6	7,77	13,51	—

Auch hier fasse ich die gewonnenen Zahlen in zwei Generaltabellen 19 und 20 zusammen.

Tabelle 19.

Generaltabelle.

Verhalten der Fettzersetzung.

Versuch	1.	2.	3.	4.	5.	6.
	Tag					
Ib	—	12,22	**0,416**	12,78	10,35	—
IIb	—	14,75	12,83	**1,26**	10,71	9,01
IIIb	—	12,24	11,97	**0,7**	11,7	7,4
IVb	—	14,85	12,11	**0,62**	12,63	13,51

Tabelle 20.

Generaltabelle.

Verhalten der Eiweifszersetzung.

Versuch	1.	2.	3.	4.	5.	6.
	Tag					
Ib	—	7,57	**6,66**	5,10	6,08	—
IIb	—	10,25	9,94	**6,37**	8,08	10,25
IIIb	—	8,09	8,32	**6,59**	6,76	16,32
IVb	—	8,86	10,56	**7,66**	7,40	7,77

C. Voit[1]) hat gezeigt, wie schon vorher Seite 46 erwähnt worden ist, dafs die Kohlenhydrate imstande sind, die Eiweifszersetzung zu vermindern; aber die eiweifssparende Wirkung der Kohlenhydrate ist nicht grofs. Wir finden dieses Verhalten aufs schönste in unseren Versuchen bestätigt.

Pettenkofer und C. Voit[2]) konnten ferner bekanntlich zeigen, dafs neben der Herabsetzung der Eiweifszersetzung durch Kohlenhydrate auch die Fettzersetzung eingeschränkt wird; der Fettverlust vom Körper kann unter diesen Umständen ganz verhütet, ja es kann sogar unter dem Einflufs der Kohlenhydrate ein Ansatz von Kohlenstoff am Körper erzielt werden. Wie ist es nun in unserem Falle?

Betrachten wir die Vortage des eigentlichen Versuchs, so fällt uns die bemerkenswerte Tatsache auf, dafs in allen vier Fällen (es handelt sich ja allerdings um Tiere von nahezu gleichem Gewicht und um die gleichen Versuchsbedingungen) an diesen Tagen genau dieselbe Menge Fett zur Verbrennung gelangte. Am Zuckerversuchstage, wo ebenfalls in allen vier Versuchsreihen die gleiche Menge Zucker zur Verwendung kam, ist neben der Verminderung der Eiweifszersetzung die Fettzersetzung so gut wie vollständig aufgehoben. Die 12 g Fett, welche am Vortage zersetzt wurden, bilden ja auch den Ausgangspunkt unserer Überlegung, wieviel Traubenzucker dem Tiere einzuführen wäre. Auf Grund dieser Zahl habe ich mich

1) C. Voit, Über den Einflufs der Kohlenhydrate auf den Eiweifsverbrauch im Tierkörper. Zeitschr. f. Biol. 1869, Bd. 5 S. 434.

2) Pettenkofer u. Voit, Zeitschr. f. Biol. 1873, Bd. 9 S. 446 ff.

dann für die Menge von 30—32 g Dextrose entschieden. Die Gröſsenordnung war besonders zu berücksichtigen, denn es lag nicht in unserer Absicht, eine für das Tier überschüssige Nahrungsmenge zu geben. Bei Darreichung abundanter Kost tritt nämlich, wie schon in der Einleitung ausführlich dargetan wurde, ein gewisser Ausnahmezustand mit erhöhter Zersetzung ein, für welche Rubner mit der Annahme einer spezifisch-dynamischen Wirkung der Nahrungsstoffe eine Erklärung zu geben versucht hat.

Fassen wir auf Grund der dargelegten Beobachtungen noch einmal kurz die Ergebnisse zusammen.

Die in unseren Versuchen beobachtete Steigerung der Kohlensäureausscheidung bei Zuckerdarreichung ist nicht im Sinne einer mehr geleisteten Arbeit zu deuten. Sie ist vielmehr nur die strenge Folge des Umstandes, daſs für das im Hunger zersetzte Fett eine zwar gleichviel Energie, aber ungleich mehr Kohlensäure liefernde Menge Traubenzucker eintrat. Der in Wärmeeinheiten ausgedrückte Kraftwechsel der Tiere verhält sich, wenn nach mehrtägigem Hunger eine dem Hungerbedarf ungefähr entsprechende Menge Kohlenhydrat gereicht wird, genau so, wie wenn der Hunger fortbestünde. Die Kurve des Gesamtkraftumsatzes sinkt stetig und allmählich ab.

Im Verfolge dieser völlig übereinstimmenden, in Reihen mit langer Beobachtungsdauer gewonnenen Ergebnisse ist auch durch diese Betrachtungsweise dargetan, daſs die Annahme einer »Darmarbeit«, wie sie von Zuntz und Mering eingeführt wurde, für Zucker wenigstens durchaus unzutreffend ist.

II. Kapitel.

Versuche mit subkutaner Zuführung von Traubenzucker.

Einleitung.

Was die Beantwortung der ursprünglich gestellten Frage, der Frage der Darmarbeit, betrifft, so war für diese die Antwort bereits

durch die Ergebnisse der im 1. Abschnitt dargelegten Versuche gegeben worden. Diese Entscheidung, welche nach dem genaueren Studium der bis jetzt in der Literatur niedergelegten Erfahrungen und nach ihrer vorurteilsfreien Deutung in keiner Weise überraschen konnte, ist nun durch den exakten Versuch sichergestellt. Und es erübrigte sich, auch noch die ursprünglich in den Versuchsplan aufgenommenen Parallelversuche mit subkutaner Traubenzuckerinjektion anzustellen. Allein schon der erste Versuch dieser Art lieferte ein sehr bemerkenswertes und dem Befund nach innerlicher Darreichung von Dextrose völlig entgegengesetztes Resultat. So entschlofs ich mich, die Versuche mit subkutaner Dextroseeinfuhr so oft zu wiederholen, bis ich mich an der Hand einer gröfseren Anzahl übereinstimmender Versuchsreihen in die Lage versetzt sah, den sich bietenden interessanten Befund weiter zu verwerten. Die durch die grofse Gleichförmigkeit im Ausfall der vielen Versuche sich mehr und mehr enthüllende Gesetzmäfsigkeit, mit welcher der Organismus auf diese Eingriffe reagierte, mufste reichlich für die aufgewendete Zeit und Mühe entschädigen.

Die Technik der Versuche habe ich im 1. Abschnitt des 2. Teiles des längeren auseinandergesetzt. Die äufseren Versuchsbedingungen waren mit Ausnahme der Art und Weise, wie der Zucker eingebracht wurde, völlig übereinstimmend mit denen bei den Versuchen mit innerlicher Dextroseeinführung. Zum Teil wurden, wie aus den Tabellen hervorgeht, dieselben Tiere einmal zu Versuchen mit subkutaner, das andere Mal zu solchen mit Injektion per os verwandt. Das Verhalten der Tiere ist ebenfalls an anderer Stelle gewürdigt worden; es unterschied sich im allgemeinen, wie wir sehen werden, in keiner Weise von dem der Tiere der per os-Versuche.

Die Frage der künstlichen Ernährung von der Haut aus hat in den letzten Jahren eine gewisse Bedeutung erlangt. Es waren in erster Linie Kliniker, welche sich vor die Notwendigkeit gestellt sahen, einem durch schwere Krankheit heruntergekommenen Organismus, bei welchem durch pathologische Verhältnisse irgend welcher Art eine natürliche Nahrungsaufnahme un-

möglich geworden war, die zu seiner Erhaltung notwendige Energie trotzdem zuzuführen. Wir wollen hier nicht weiter auf die historische Entwicklung dieser Untersuchungen eingehen; sie findet sich ausführlich in den Arbeiten von Leube[1]) und Fritz Voit.[2]) Meine Versuche bieten jedoch hinsichtlich der klinischen Verwendung gewisse Anhaltspunkte.

Die von Leube angeführten Bedenken gegen die subkutane Ernährung speziell mit Kohlenhydraten bestehen hauptsächlich in der von ihm beobachteten Schmerzhaftigkeit und gewissen störenden Nacherscheinungen (Entzündungen etc.) Fritz Voit hat diese Erfahrungen bei seinen Versuchen an Menschen nicht bestätigen können; auch ich habe beim Kaninchen niemals Schmerzäufserungen wahrgenommen und auch nie Abszefsbildungen beobachtet.

Ich führe nunmehr in derselben Art, wie dies in Kapitel 1 geschehen ist, die Protokolle der hieher gehörigen Versuche im einzelnen an. (Tabelle 21—26.)

Tabelle 21.

Versuch Ia. 9.—14. Dezember 1902.

Subkutane Injektion von 2 × 16 g Dextrose (31,247 g) mit je 150 ccm destill. Wasser.

Verwertet: 30,282 g Dextrose. Aufsentemp. i. M.: 17,50°.

Tag	Gewicht g	CO_2 g		N g		Harn g	Temp. °C	Zucker g
1	2757	—		—		—	38,6	—
2	2587	42,55		1,337		60	38,5	—
3a	2517	22,77	43,93	0,357	0,4102	10	38,4	0,660
3b	2779	21,16		0,0532		5	38,7	0,305
4	2584	48,48		3,0828		140	38,6	0
5	2200	45,81		1,615		295	37,8	0

Auch hier haben wir analog dem entsprechenden per os-Versuch Ib (Tab. 1) nur einen fünftägigen Versuch, während

1) W. v. Leube, Über künstliche Ernährung. Handb. d. Ernährungstherapie u. Diätetik 1898, Bd. 1 Abt. 2 S. 513.

2) Fritz Voit, Über subkutane Einverleibung von Nahrungsstoffen. Münch. med. Wochenschr. 1896, Nr. 31 S. 717.

alle anderen Versuche dieser Gruppe sechs Tage umfassen. In gleicher Weise wird wie dort (in Ib) der Zucker in zwei, zwölf Stunden von einander liegenden Zeiten dem Tiere zugeführt. Die Temperatur des Kaninchens konnte zweimal gemessen werden und zeigt, mit dem vorhergehenden und nachfolgenden Werte verglichen, fast keinen Unterschied.

Tabelle 22.

Versuch IIa. 7.—14. Februar 1903.

Subkutane Injektion von 31,575 g Dextrose mit 300 ccm dest. Wasser. Verwertet: 28,662 g. Aufsentemp. i. M.: 18° C.

Tag	Gewicht g	CO_2 g	N g	Harn ccm	Temp. °C	Zucker im Harn
1	2830	—	—	—	38,8	—
2	2657	45,80	1,172	35	38,9	—
3	2562	44,98	1,594	38	38,9	—
4	**2476**	**42,47**	**0,1844**	**45**	**38,8**	**2,9188**
5	2528	45,24	0,8812	118	38,9	0,0
6	2299	38,74	2,201	180	38,2	0,0

Tabelle 23.

Versuch IIIa. 6.—12. Mai 1903.

Subkutane Injektion von 49,427 g Dextrose mit 500 ccm dest. Wasser. Verwertet: 34,367 g. Aufsentemp. i. M.: 18° C.

Tag	Gewicht g	CO_2 g	N g	Harn ccm	Temp. °C	Zucker im Harn
1	3120	—	—	—	38,9	—
2	2966	52,18	1,144	40	38,8	—
3	2890	50,19	1,134	40	38,9	—
4	**2794**	**46,50**	**0,937**	**173**	**36,2**	**11,7**[1]
5	3100	39,94	0,558	100	36,7	3,36
6	2989	42,09	Spuren	Spuren	36,8	0,0

1) Bei diesem Versuch wurde nach der Injektion Austritt von Flüssigkeit aus der Einstichöffnung beobachtet.

Tabelle 24.

Versuch IVa. 24.—30. Mai 1903.

Subkutane Injektion von 49,832 g Dextrose mit 500 ccm dest. Wasser.

Verwertet: 49,832 g. Aufsentemp. i. M.: 17,5° C.

Tag	Gewicht g	CO_2 g	N g	Harn ccm	Temp. °C	Zucker im Harn
1	3137	—	—	—	38,8	—
2	2812	54,09	1,486	85	38,8	—
3	2679	46,73	1,531	60	38,9	—
4	**2590**	**48,08**	**0,6376**	**4**	**34,9**	**0**
5	3077	49,26	0,0820	4	35,6	0
6	3041	40,98	1,435	183	36,5	0

Tabelle 25.

Versuch Va. 5.—11. Juli 1903.

Subkutane Injektion von 31,772 g Dextrose mit 300 ccm dest. Wasser.

Verwertet: 31,772 g Dextrose. Aufsentemp. i. M.: 17,50° C.

Tag	Gewicht g	CO_2 g	N g	Harn ccm	Temp. °C	Zucker
1	3597	—	—	—	39,0	—
2	3439	61,15	1,599	70	39,2	—
3	3380	59,68	1,531	60	38,8	—
4a / **4b**	**3320**	27,88 / **25,53** } **53,41**	**0,7087**	**25**	**37,2**	**0**
5	3504	56,16	0,171	40	38,4	0
6	3010	65,37	3,456	355	39,5	0

Bei dem Versuche Ib (per os Tab. 1) hatte sich gezeigt, dafs in der zweiten zwölfstündigen Periode des Injektionstages die Kohlensäureproduktion gegenüber der ersten Periode noch etwas erhöht war; bei dem entsprechenden Subkutanversuche (Ia Tab. 21) war sie erniedrigt. Es wurden daher bei diesem Versuche Va die Kohlensäure-Ausscheidung des Kaninchens ebenfalls in zwei Perioden bestimmt, und es zeigte sich auch hier übereinstimmend mit dem anderen Subkutanversuche Ia, dafs die Kurve der Kohlensäure-Aushauchung in der zweiten Periode etwas absinkt.

Tabelle 26.

Versuch VIa. 8.—14. Nov. 1903.

Subkutane Injektion von 31,518 g Dextrose in 300 ccm dest. Wasser.

Verwertet: 31,518 g Dextrose. Aufsentemp. i. M.: 18° C.

Tag	Gewicht g	CO_2 g	N g	Harn ccm	Temp. °C	Zucker g
1	2945	—	—	—	38,8	—
2	2707	52,50	1,245	50	38,9	—
3	2588	49,74	1,110	40	39,3	—
4	**2525**	**50,98**	**0,0267**	**10**	**38,9**	**0**
5	2650	50,86	0,7199	120	39,2	0
6	2417	46,13	1,999	190	39,2	0

Die Stickstoffausscheidung.

Ich habe die hieher gehörigen Zahlen in einer Generaltabelle (27) zusammengestellt.

Tabelle 27.

Generaltabelle

der N-Ausscheidung bei den »Subkutan«-Versuchen.

Versuchs-tage	Nr. Ia 2757 g	IIa 2830 g	IIIa 3120 g	IVa 3137 g	Va 3597 g	VIa 2945 g
1	—	—	—	—	—	—
2	1,333	1,172	1,144	1,486	1,599	1,245
3	0,41	1,594	1,134	1,531	1,531	1,116
4	3,0828	**0,1844**	**0,987**	**0,6376**	**0,7087**	**0,0267**
5	1,615	0,8812	0,558	0,0819	0,171	0,7199
6	—	2,201	Spuren	1,435	3,456	1,999

Bezüglich der allgemeinen, den Versuch betreffenden Ausführungen verweise ich auf die im 1. Abschnitt gemachten Angaben. Am ersten Karenztage, welcher wie bei den per os-Versuchen jeder Versuchsreihe vorausgeschickt wurde, um eine gröfsere Gewähr für den völligen Verbrauch der Reservekohlenhydratvorräte zu erhalten, wurden die Ausscheidungen nicht bestimmt. Der zweite Karenztag bietet bei allen Versuchen ein ziemlich übereinstimmendes Bild in bezug auf die Gröfse der Stickstoffausfuhr. Der dritte Karenztag ist nach dem im

1. Abschnitt S. 184 an dieser Stelle Gesagten von einer gewissen Bedeutung. Wir sehen hier bei zwei Versuchen (IIa und IVa) einen Anstieg der Stickstoffausscheidung, während in den Versuchen IIIa, Va und VIa ein kleiner Abfall sich zeigt, wie wir ihn für die späteren Hungertage nach den vielfach in dieser Hinsicht gemachten Erfahrungen zu erwarten haben. Auf die Ursache der in den Versuchen IIa u. IVa beobachteten Erscheinung des Anstieges bin ich bereits S. 184 näher eingegangen. Bei den im 1. Kapitel abgehandelten Tieren fand sich unter drei Fällen zweimal diese Steigerung, so dafs wir jetzt im ganzen folgendes erhalten: Von acht Kaninchen zeigten am dritten Karenztag vier einen Abfall der N-Ausscheiduug und vier einen Anstieg derselben. Demnach kommen wir auf Grund dieser Beobachtungen zu dem Schlusse, dafs sich dieses schon mehrfach beschriebene Verhalten einer Steigerung der N-Ausfuhr am dritten Karenztage ungefähr zur Hälfte bei allen zur Untersuchung kommenden Kaninchen vorfindet.

Auf den eigentlichen Injektionstag sowie auf den ersten Nachtag möchte ich nun besonders eingehen. Wir sehen durchgängig bei allen Versuchen an diesem Tage einen starken Abfall der Stickstoffausscheidung, der bedeutend stärker ist wie der, welchen wir bei den per os-Versuchen beobachtet haben. Dieser Abfall erfährt (mit Ausnahme des Versuches Ia) auch am ersten Nachtage keine Änderung, im Gegenteil, in den Versuchen IIIa und IVa und Va ist ein weiteres, sehr bedeutendes Sinken der Stickstoffkurve gegenüber den Injektionstagen zu beobachten, und nur bei Versuch IIa und VIa wird am ersten Nachtage mehr Stickstoff ausgeschieden als am Injektionstage. Dabei ist aber zu bemerken, dafs an letzterem Tage bei den betreffenden Versuchen auch eine ganz aufsergewöhnlich kleine Menge Stickstoff zur Ausscheidung gelangte. Am letzten Versuchstage endlich hat bei allen Versuchen, mit Ausnahme der Versuche Ia und IIIa, ein ganz erheblicher Anstieg der Stickstoffausscheidung statt, der zum Teil durch den Wegfall der sparenden Wirkung des Zuckers und den Beginn der prämortalen Stickstoffsteigerung zu erklären ist.

Vorerst noch einige Bemerkungen über die Harnmenge. Diese bot bei den im 1. Kapitel behandelten per os-Versuchen keinerlei

Besonderheiten. Die Harnwassermenge war im allgemeinen von einer mittleren und für die einzelnen Versuchstage wenig unterschiedenen Gröfse. Der per os gegebene Zucker äufserte keine irgendwie deutlich in die Erscheinung tretende diuretische Wirkung. In den Versuchen IIb und IVb (S. 182 u. 183) war zwar eine sehr kleine Mehrung der Harnwasserausscheidung zu bemerken, allein diese ist durchaus in der physiologischen Breite gelegen, innerhalb deren bei jedem Organismus Tagesschwankungen der Harnsekretion vorkommen. Und dann dürfen wir nicht vergessen, dafs an den per os-Injektionstagen täglich 150 ccm Wasser gegeben wurden. Nur der erste Versuch Ib machte eine Ausnahme. Hier ist eine starke Harnflut im Verfolg der Injektion aufgetreten. Während also nach den per os Kohlenhydrat-Wassergaben im allgemeinen kein besonderer Einflufs auf die Harnsekretion zu beobachten war, zeigt sich ein durchaus anderes Verhalten bei unseren subkutanen Versuchen. Ich habe, um dies besser zeigen zu können, eine Generaltabelle 28 der Harnmengen zusammengestellt.

Tabelle 28.

Generaltabelle
der bei den »Subkutan«-Versuchen ausgeschiedenen Harnmengen.

Versuchstage	Nr. Ia Zucker 31,247 Wasser 300	Nr. IIa Zucker 31,575 Wasser 300	Nr. IIIa Zucker 49,427 Wasser 500	Nr. IVa Zucker 49,832 Wasser 500	Nr. Va Zucker 31,772 Wasser 300	Nr. VIa Zucker 31,518 Wasser 300
1	—	—	—	—	—	—
2	60	35	40	85	70	50
3	15	38	40	60	60	40
4	140	45	178	4	25	10
5	295	118	100	4	40	120
6	—	180	Spuren	183	355	190

Am ersten Tage wurde die Harnmenge aus den S. 45 angegebenen Gründen nicht bestimmt. Der Harn war bei allen Tieren an diesem Tage trübe und von alkalischer Reaktion und bot noch ganz das Charakteristische des Pflanzenfresser-Harns. Der an den nächsten Tagen gewonnene und analysierte Harn war durchwegs klar und von saurer Reaktion. Nun sehen wir bei allen Tieren am zweiten Hungertage eine mittlere Harn-

menge entleert; ebenso am dritten Hungertage. Der Zuckertag aber macht eine bemerkenswerte Ausnahme. Hier ist in vier Versuchen (Ia, IVa, Va u. VIa) die Harnmenge aufserordentlich vermindert, während im Versuch IIa ein kleiner Anstieg statt hat. Der Versuch IIIa ist der einzige, bei welchem sich am Zuckertage eine stark vermehrte Harnflut einstellte, während am letzten Tage dieses Versuches nur Spuren von Harn gewonnen wurden, ohne dafs die Ursache hiefür aufgeklärt werden konnte. Diese Ergebnisse sind in mehr als einer Beziehung interessant. Es kann nach dem Folgenden (s. Anhang) kein Zweifel darüber sein, dafs von der im Unterhautzellgewebe eingespritzten Lösung der gröfste Teil bereits am ersten Tage in den Säftestrom des Tieres gelangt ist. Die Gründe für das auffällige Darniederliegen der Harnsekretion am Injektionstage müssen daher ganz besondere sein, um so mehr, als sich am nächsten Tage, dem fünften Versuchstage, fast durchweg eine aufserordentliche Mehrung des Harnwassers bemerkbar macht. Am letzten Tage wird mit nur einer Ausnahme (Versuch IIIa) eine enorm grofse Harnmenge ausgeschieden. Es ist also eine die Harnmenge steigernde Wirkung der eingespritzten Lösung für die Nachtage der Injektion unverkennbar. Das Kaninchen Va liefs z. B. am sechsten Tage spontan die enorme Harnmenge von 355 ccm, das Kaninchen Ia ebenfalls am zweiten Nachtage der Injektion eine solche von 295 ccm. In hohem Grade interessant ist es nun, die Beziehungen zwischen Harnmenge und Stickstoffausscheidung näher zu betrachten. Man könnte von vornherein meinen, dafs die kleine Harnmenge einzelner Zucker- und Nachtage in erster Linie daran Schuld trüge, dafs an diesen so wenig Stickstoff ausgeschieden wurde, dafs also vielleicht noch Stickstoff in den Geweben des Körpers lagere, der dann am nächsten Tage unter günstigeren Bedingungen, d. h. mit einer grofsen Harnmenge, ausgeschwemmt werde.

Ich bin nun in der Lage, an der Hand sämtlicher in Betracht kommender Zahlen nachzuweisen, dafs dem nicht so ist; im Gegenteil, ich werde zeigen, dafs die Menge des Harnwassers und die Menge der gelösten stickstoffhaltigen Zersetzungsprodukte bei meinen Versuchen in den weitesten Grenzen unabhängig von-

einander sind. Wir wollen zu diesem Zwecke zuerst auf die in dieser Beziehung besonders instruktiven Versuche III a und IV a S. 200 u. 201 eingehen. Im Versuch III a wird mit der sehr grofsen Harnmenge von 173 ccm am Injektionstage 0,937 g Stickstoff ausgeschieden. Am selben Tage des Versuches IV a werden mit der kaum in Betracht kommenden Menge von 4 ccm Harn 0,6376 g Stickstoff ausgeführt. Während also die Harnmenge des Versuches III a diejenige des Versuches IV a um das 43 fache übersteigt, sind die auf diese Tage entfallenden N-Zahlen fast die gleichen. Betrachten wir nun den Versuch V a, so sehen wir am Injektionstage mit der verhältnismäfsig kleinen Menge von 25 ccm 0,7087 g Stickstoff entfernt. Am nächsten Tage ist die Harnmenge auf 40 gestiegen, die Stickstoffausscheidung dagegen ganz beträchtlich gesunken, so dafs also wohl von einer Zurückhaltung infolge mangelnden Lösungswassers am Injektionstage nicht die Rede sein kann. Im Versuche II a werden am dritten Tage in nur 38 ccm Wasser 1,594 N gelöst. Am nächsten Tage wird etwas mehr Harnwasser produziert, allein, wie stets am Injektionstage, ist die Quantität des ausgeschiedenen Stickstoffs stark vermindert. Am Nachtage wird mit der grofsen Menge von 118 ccm Wasser zwar etwas mehr Stickstoff ausgeschieden als am Vortage, aber doch immer noch nur die Hälfte von der Menge, die in 38 ccm am dritten Hungertage enthalten ist. Am letzten Tage des Versuches endlich, wo die Eiweifszersetzung im Organismus mächtig ansteigt, werden 2,201 N mit 180 ccm Harn ausgeführt.

So gewinnen wir bei näherer Betrachtung der einzelnen Daten die schon oben ausgesprochene Überzeugung, dafs es sich bei keinem unserer Fälle um die Erscheinung einer Zurückhaltung stickstoffhaltiger Zersetzungsprodukte in den Geweben durch zu kleine oder aber um die Folge einer Ausschwemmung durch selbst enorm vergröfserte Harnmengen handelt. In dem einen Falle genügen selbst die kleinsten Mengen zur Ausfuhr der für den betreffenden Tag angefallenen N-haltigen Zersetzungsprodukte; im anderen Falle wurde, wie aus einem Vergleich hervorgeht, die Ausfuhr durch eine grofse Harnflut nicht weiter in positivem Sinne beeinflufst. Es wird durch diesen

Befund ein weiterer Beleg für die in einer früheren Arbeit[1]) niedergelegte Anschauung beigebracht, dafs es sich bei der nach reichlichen Wassergaben beim hungernden Tiere beobachteten Mehrung der Stickstoffausscheidung in der Tat um eine Mehrzersetzung von stickstoffhaltigem Material, von Eiweifs, handelt In jener Abhandlung ist übrigens auch für die im Harn enthaltenen Chlormengen der strikte Nachweis geführt[2]), dafs die Werte des Chlorgehaltes und des Harnwassers voneinander durchaus unabhängige Gröfsen darstellen. Es entspricht in der Tat der für den Injektionstag und den ersten Nachtag gewonnene niedrige Wert der Stickstoffausscheidung dem an diesen Tagen zersetzten Körpereiweifs. Bekanntlich schützen Kohlenhydrate neben Fett eine gewisse Menge Eiweifs vor der Zersetzung. Dieses Verhalten kommt in unseren »per os«-Versuchen deutlich zum Ausdruck. Hier nun bei den subkutanen Versuchen ist der Eiweifsumsatz so gewaltig herabgedrückt, dafs uns die Erklärung nicht mehr ausreicht, es handle sich nur um eine eiweifssparende Wirkung der Kohlenhydrate. Vielmehr mufs hier noch eine andere wirkende Ursache vorhanden sein, die tiefer in den Mechanismus des allgemeinen Stoffwechsels eingegriffen hat. Und indem ich für jetzt nur auf diesen Umstand hinweise, will ich erst nach Erledigung einiger anderer für sein Verständnis wichtiger Punkte erklärend wieder darauf zurückkommen.

Die Kohlensäureausscheidung.

Bei der Betrachtung der Kohlensäurewerte (Tab. 29) zeigt sich ein Verhalten der Kohlensäureausscheidung bis zum vierten Tage (inkl.), wie wir es beim reinen Hungerzustande erwarten müfsten: nämlich in den Versuchen III a, IV a und V a eine deutliche Senkung und in den Versuchen I a, II a und VI a ein ganz unwesentlicher Anstieg der Kohlensäureausscheidung am Injektionstage. Der fünfte und sechste Tag zeigen hinsichtlich des Verhältnisses ihrer Kohlensäurewerte zum vierten Tag ein wechselndes Verhalten, wie aus der Tabelle näher hervorgeht.

---

1) Heilner, Zeitschr. f. Biol. 1905, Bd. 47 S. 538.

2) a. a. O. S. 553.

Tabelle 29.

Generaltabelle

des Verhaltens der CO_2-Ausscheidung bei den »Subkutan«-Versuchen.

Versuch	1.	2.	3.	4.	5.	6.
	Tag					
1a	—	42,55	**48,98**	48,48	54,81	—
2a	—	45,80	44,98	47,47	45,24	38,74
3a	—	52,18	50,19	**46,50**	39,94	42,09
4a	—	54,09	46,73	**48,08**	49,26	40,98
5a	—	61,15	59,68	**58,48**	56,16	65,37
6a	—	52,50	49,74	**50,98**	50,86	46,13

Wir wollen jetzt die Tatsache hervorheben, dafs am vierten Versuchstage, der sich bezüglich der Kohlensäureausscheidung wie ein weiterer Hungertag ausnimmt, Kohlenhydrate zugeführt wurden. Dieses Kohlenhydrat ist, wie wir noch erweisen werden, in kurzer Zeit zum weitaus gröfsten Teil in die Säftebahn des Körpers und zur Verbrennung gelangt. Wenn aber für das im Hunger zersetzte Fett Kohlenhydrate in isodynamen Mengen eintreten, so wird, wie wir im vorigen Kapitel gezeigt haben, ungleich viel mehr Kohlensäure wie im Hunger ausgeschieden werden müssen, und doch bleibt in unserem Falle diese Erscheinung aus. Es müssen also Momente ganz besonderer Natur mit im Spiele sein. Vor der weiteren Besprechung soll nun in derselben Art, wie dies bei den per os-Versuchen S. 189 geschehen ist, noch die energetische Berechnung der Stoffzersetzung angefügt werden. Ich gebe jetzt die Tabellen mit diesen Berechnungen wieder.

Tabelle 30.

Versuch Ia.

Tag	Eiweifs C	Respir. C - Eiw. C	Kalorien aus Eiweifs	Kalorien aus Fett	Kalorien aus Dextrose	Summe der Kalorien
1	—	—	—	—	—	—
2	3,21	8,40	33,42	104,3	—	137,72
3a	**0,857**	**5,358**	**8,92**	**0**	**49,43**	**111,85**
3b	**0,128**	**5,643**	**1,33**	**0**	**52,17**	
4	7,398	5,282	77,07	51,74	10,43	139,24
5	3,876	8,614	40,37	107,0	—	147,37

Tabelle 31.

Versuch IIa.

Tag	Eiweifs C	Respir. C - Eiw. C	Kalorien aus Eiweifs	Kalorien aus Fett	Kalorien aus Dextrose	Summe der Kalorien
1	—	—	—	—	—	—
2	2,81	9,68	29,3	120,2	—	149,5
3	3,82	8,45	39,85	105,0	—	144,85
4	0,442	11,04	4,61	0	102,1	106,71
5	2,11	10,23	22,03	121,8	3,88	147,71
6	5,28	5,28	55,02	66,57	—	120,59

Tabelle 32.

Versuch IIIa.

Tag	Eiweifs C	Respir. C - Eiw. C	Kalorien aus Eiweifs	Kalorien aus Fett	Kalorien aus Dextrose	Summe der Kalorien
1	—	—	—	—	—	—
2	2,745	11,49	28,6	142,7	—	171,3
3	2,722	10,97	28,35	136,7	—	165,05
4	2,248	10,44	23,42	0	96,56	119,98
5	1,339	9,55	13,95	77,62	30,52	122,09
6	—	11,46	—	142,3	—	142,3

Tabelle 33.

Versuch IVa.

Tag	Eiweifs C	Respir. C - Eiw. C	Kalorien aus Eiweifs	Kalorien aus Fett	Kalorien aus Dextrose	Summe der Kalorien
1	—	—	—	—	—	—
2	3,566	11,19	37,15	139,0	—	176,1
3	3,674	9,08	38,25	112,9	—	151,15
4	0,09	11,65	0,94	0	107,7	108,64
5	1,194	13,25	2,05	61,73	76,58	140,36
6	3,44	7,74	35,88	96,12	—	132,0

Tabelle 34.

Versuch Va.

Tag	Eiweifs C	Respir. C - Eiw. C	Kalorien aus Eiweifs	Kalorien aus Fett	Kalorien aus Dextrose	Summe der Kalorien
1	—	—	—	—	—	—
2	3,837	12,83	39,97	159,3	—	199,3
3	3,674	12,61	38,27	156,6	—	194,9
4	1,700	12,86	17,72	1,98	117,4	137,1
5	0,410	14,91	4,27	185,2	—	189,5
6	8,294	8,53	86,4	118,4	—	204,8

Tabelle 35.

Versuch VIa.

Tag	Eiweifs C	Respir. C - Eiw. C	Kalorien aus Eiweifs	Kalorien aus Fett	Kalorien aus Dextrose	Summe der Kalorien
1	—	—	—	—	—	—
2	2,98	11,34	31,12	140,8	—	171,92
3	2,66	10,91	27,75	135,5	—	163,25
4	0,06	13,88	0,67	15,28	116,5	132,45
5	1,72	12,15	17,99	150,9	—	168,89
6	4,78	7,80	49,99	96,87	—	146,86

Wir wollen nun an der Hand einer Generaltabelle 36 zusammenfassend die sich ergebenden Befunde betrachten.

Tabelle 36.

Generaltabelle
der Kalorienproduktion bei den Subkutanversuchen.

Versuch	1. Tag	2. Tag	3. Tag	4. Tag	5. Tag	6. Tag
I a	—	137,72	111,85	139,24	147,37	—
II a	—	149,5	144,88	106,71	147,71	120,59
III a	—	171,3	165,05	119,98	122,09	142,59
IV a	—	176,1	151,15	108,64	140,36	132,0
V a	—	199,3	194,9	137,1	189,5	204,8
VI a	—	171,92	163,25	132,45	168,89	146,86

Vor dem Injektionstage sehen wir durchweg in allen Versuchen ein Verhalten der Kalorienproduktion, wie wir es beim hungernden Tiere zu erwarten gewohnt sind und wie es sich in den per os-Versuchen ergab; da aber die Körpermasse im ganzen während einer Inanitionsperiode abnimmt, wird auch die Gesamtzersetzung allmählich stets kleiner werden müssen. Wir beobachten nun an allen Injektionstagen einen enormen Abfall der Wärmeproduktion des Tieres. Da wir an diesen Tagen eine Kohlenhydratmenge dem Tiere zugeführt haben, welche so ziemlich der Erhaltungsdiät, d. h. dem Hungerbedarf des Tieres entsprach, so wäre eigentlich zu erwarten gewesen, dafs, wenn das zugeführte Kohlenhydrat in isodynamen Mengen für Körperfett eintreten würde, am eigentlichen Kraftumsatz im Tierkörper für diesen Tag nichts geändert würde. In der Tat ist diese theoretische Erwägung, wie wir gesehen haben, bei der Einverleibung des Traubenzuckers per os bis auf kleinste in Erfüllung gegangen, d. h. die Kurve des in Wärmeeinheiten ausgedrückten Gesamtkraftumsatzes ist auch an diesem und am folgenden Tage ein wenig weiter gesunken, gerade so, wie wenn das Tier weiter gehungert hätte.

Bei den Subkutanversuchen nun, bei denen die gesamte Versuchsanordnung dieselbe war, ist die Wirkung der eingespritzten Lösung eine durchaus andere.

Der Abfall des Gesamtkraftumsatzes ist gegenüber den vorhergehenden Tagen bei weitem zu grofs, als dafs er sich durch die einfache Annahme erklären liefse, es läge auch hier nur die gewöhnliche beim Hunger zur Beobachtung kommende Abnahme der absoluten Zersetzungsgröfse vor; es mufs vielmehr eine andere Ursache gegeben sein. Ein weiterer Umstand kommt hinzu. Am ersten Nachtage des Injektionstages nämlich steigt der Gesamtumsatz in allen Versuchen wieder beträchtlich an. Bei den Versuchen IVa und Va erreicht er die Höhe, welche bei fortdauerndem Hunger ohne irgend welchen Eingriff für diesen Tag zu erwarten gewesen wäre. Bei den Versuchen Ia, IIa und VIa ist er sogar noch ein wenig höher. Es sieht fast so aus, als hätte sich der Organismus von einem vorübergehenden Darniederliegen seiner Funktionen wieder erholt und suche nun

die schädigenden Einflüsse wieder auszugleichen. Dieses »Darniederliegen« des Stoffwechsels am Injektionstage selbst ist so bedeutend, daſs es auch dann noch zu eklatantem Ausdruck kommt, wenn wir, den Injektionstag und den ersten Nachtag zusammenfassend, das Mittel aus beiden Tagen ziehen; oder, mit anderen Worten, die Steigerung der Gesamtzersetzung am Nachtage wirkt auch bei den Versuchen Ia, IIa, VIa mit — gegenüber dem Vortage der Injektion — erhöhter Kalorienproduktion keineswegs ausgleichend. Dieser bemerkenswerte scharfe Abfall der Gesamtzersetzung bleibt also in jedem Falle bestehen, und wir fragen nun: Woher kommt dieses so durchaus verschiedene Verhalten, je nachdem wir den Traubenzucker per os oder subkutan geben? Daſs die Dextrose in unseren per os-Versuchen nicht toxisch gewirkt hat, daſs sie in den von uns angewandten Dosen überhaupt keine bemerkenswerten Nacherscheinungen zeigt, haben wir bereits erwähnt. Vorerst müssen wir bei den per os-Versuchen betrachten, welche Nahrungsstoffe im Körper zersetzt worden sind. Zu diesem Zwecke habe ich aus dem ausgeschiedenen Stickstoff das zersetzte Eiweiſs und aus dem ausgeschiedenen Kohlenstoff (nach Abzug des Respirationsanteiles des Eiweiſses an ausgeschiedenem C) das eingeschmolzene Körperfett berechnet. Für die Tage der Kohlenhydratzufuhr wurde aus noch anzugebenden Gründen angenommen, daſs das eingeführte Kohlenhydrat am selben Tage zur Resorption und gröſstenteils auch zur Zersetzung gelangte. Ich will zunächst die hieher gehörigen Tabellen (37—42) folgen lassen und zum Schluſs zwei Generaltabellen (43 und 44) anfügen.

Tabelle 37.

Zu Versuch Ia.

Tag	Eiweiſs g		Fett g	Dextrose g
1	—		—	—
2	8,33		10,92	—
3a	2,23	2,56	0	27,51
3b	0,33		0	
4	19,27		5,28	2,77
5	10,09		11,20	0

Tabelle 38.

Zu Versuch IIa.

Tag	Eiweifs g	Fett g	Dextrose g
1	—	—	—
2	7,32	12,59	—
3	9,96	10,98	—
4	1,15	0	27,61
5	5,51	12,76	1,05
6	13,76	6,86	—

Tabelle 39.

Zu Versuch IIIa.

Tag	Eiweifs g	Fett g	Dextrose g
1	—	—	—
2	7,15	14,9 8	—
3	7,09	14,26	—
4	5,85	0	26,11
5	3,48	8,17	8,25
6	—	14,89	0

Tabelle 40.

Zu Versuch IVa.

Tag	Eiweifs g	Fett g	Dextrose g
1	—	—	—
2	9,29	14,54	—
3	9,57	11,80	—
4	8,98	0	29,13
5	0,51	6,46	20,7
6	8,97	10,06	0

Tabelle 41.

Zu Versuch Va.

Tag	Eiweifs g	Fett g	Dextrose g
1	—	—	—
2	9,98	16,67	—
3	9,57	16,39	—
4	**4,48**	**0,21**	**31,772**
5	1,07	19,38	0
5	2,16	10,89	0

Tabelle 42.

Zu Versuch VIa.

Tag	Eiweifs g	Fett g	Dextrose g
1	—	—	—
2	7,78	14,74	—
3	6,97	14,18	—
4	**0,167**	**1,60**	**31,518**
5	4,5	15,79	0
6	12,49	10,14	0

Tabelle 43.

Generaltabelle
der Fettzersetzung bei den »Subkutan«-Versuchen.

Versuch	1. Tag	2. Tag	3. Tag	4. Tag	5. Tag	6. Tag
I a	—	10,92	**0**	5,28	11,20	—
II a	—	12,59	10,98	**0**	12,76	6,86
III a	—	14,93	14,26	**0**	8,17	14,89
IV a	—	14,54	11,80	**0**	6,46	10,06
V a	—	16,67	16,93	**0,21**	19,38	10,89
VI a	—	14,74	14,18	**1,60**	15,79	10,14

Tabelle 44.

Generaltabelle

der Eiweifszersetzung bei den »Subkutan«-Versuchen.

Versuch	1.	2.	3.	4.	5.	6.
	Tag					
I a	—	8,33	2,56	19,27	10,09	—
II a	—	7,32	9,96	1,15	5,51	13,76
III a	—	7,15	7,09	5,85	3,48	—
IV a	—	9,29	9,57	3,96	0,51	8,97
V a	—	9,98	9,57	4,48	1,07	21,6
VI a	—	7,78	6,97	0,17	4,5	12,49

Die Grundlage der Berechnung der Stoffzersetzung bildeten die Ergebnisse der in dieser Richtung angestellten und im Anhang beschriebenen Versuche; aus diesen geht mit Sicherheit hervor, dafs von den in beiden Versuchen subkutan eingespritzten ca. 31 g Dextrose der gröfste Teil innerhalb 24 Stunden resorbiert und zersetzt worden ist. Und für den Rest mufste noch die Möglichkeit offen gelassen werden für die Annahme, dafs er bis zu einem gewissen Grade bereits im Tiere als solcher und unabhängig von der Dextrosezufuhr präformiert vorhanden gewesen ist. Betrachten wir jetzt in der Generaltabelle (43) die Fettzersetzung, so sehen wir ein äufserst gleichmäfsiges und der Erfahrung entsprechendes Verhalten in den ersten drei Hungertagen. Am Injektionstage ist in der Mehrzahl der Versuche (I a, II a, III a, IV a) die Fettzersetzung ganz aufgehoben. In diesen Fällen ist das Kohlenhydrat schützend für alles Fett eingetreten, und wenn wir die Zahlen hiefür in den einzelnen Tabellen (37, 38, 39, 40) verfolgen, so sehen wir, dafs sie völlig gleich sind. Es sind nämlich für die einzelnen Versuche 27,51 g, 27,61 g, 26,11 g und 29,13 g Dextrose. So grofs ist ungefähr auch die Menge des Traubenzuckers, welche in den von uns analysierten Tieren (Seite 230) 24 Stunden nach der subkutanen Einspritzung verschwunden war.

In den Versuchen V a und VI a ist die ganze eingespritzte Traubenzuckermenge von ca. 31 g zur Verbrennung gelangt

aufserdem ist in diesen Versuchen neben dem Zucker auch noch eine — wenn auch überaus kleine — Menge Fett zersetzt worden.

Für den Nachtag der Injektion ist in den Versuchen Ia, IIIa, IVa noch eine deutliche Einsparung von Fett durch Zucker zu bemerken. An diesen Nachtagen sind, wie aus den einzelnen Tabellen hervorgeht, von den eingespritzten Zuckermengen noch relativ grofse Reste (2,77 g, 8,25 g, 20,7 g) zur Verbrennung gelangt. In den übrigen Versuchen hat eine minimale Steigerung der Fettzersetzung gegenüber dem Vortage der Injektion statt, die nur im Versuch Va etwas gröfser ausgefallen ist. Die Generaltabelle (44) der Eiweifszersetzung endlich zeigt denselben Befund, wie er bereits aus der Betrachtung der Stickstofftabelle 27 S. 202 hervorging: Einen aufserordentlich grofsen Abfall des Eiweifsumsatzes an den Injektionstagen gegenüber den Vor- und Nachtagen.

Auch aus dem Studium dieser beiden Tabellen erhellt also aufs Deutlichste, dafs unter dem Einflufs der subkutan beigebrachten Zuckerwassermenge die Zersetzung des Fettes ganz aufgehoben und die des Eiweifses aufserordentlich herabgedrückt worden ist. Wir wollen jetzt versuchen, diese übereinstimmende und also wohl auch eindeutige Reaktion des Tierkörpers auf ihre Ursachen zurückzuführen. Dafs der Traubenzucker an und für sich durch eine toxische Wirkung in der angewandten Dosis nicht die Ursache des starken Abfalles der Gesamtzersetzungen und der Wärmeproduktion sein kann, geht aus den sämtlichen per os-Versuchen, wo diese Wirkung nicht stattfindet, mit Sicherheit hervor. Wir müfsten denn die höchst unwahrscheinliche Annahme machen, dafs der Zucker vom Unterhautzellgewebe aus prinzipiell andere Wirkungen entfaltet als per os gegeben. Ich will nun noch besonders auf die Versuche IIIa und IVa hinweisen. In diesen wurde, nachdem ich gesehen hatte, dafs die Kaninchen so sehr tolerant gegen die sonst von uns angewendete Menge von ca. 30 g Traubenzucker sich verhalten, ein bedeutend gröfseres Zuckerquantum eingespritzt. Es sind im Versuch III a 34,367 g zur Verbrennung gelangt, im Versuch IV a 49,832 g. Die Tiere selbst boten in diesen Versuchen äufserlich keine bemerkenswerten Besonderheiten, nur in einem

symptomatisch allerdings wichtigen Punkt unterscheiden sie sich von den anderen Tieren. Sie zeigten nämlich am Versuchstage selbst und am nächsten Tage so tiefe Temperaturen, dafs wir diese wohl als Kollapstemperaturen ansprechen müssen. Wenn auch die Temperaturen dieser beiden Tiere (Versuch IIIa und IVa) an den Nachtagen der Injektion wieder einen kleinen Anstieg aufweisen, so erreicht ihre Eigenwärme doch nicht mehr die normale Höhe, wie sie vor der Injektion bestanden hatte. Es ist nun leider nicht möglich, Näheres über die Entwicklung dieser Temperaturdifferenzen und ihre Schwankungen innerhalb der einzelnen Tag- und Nachtperioden auszusagen. Auch im Versuch Va findet ein mäfsiger Temperaturabfall am Injektionstage statt. Bei den übrigen Versuchen sind an den Injektionstagen nur minimale Temperaturunterschiede gegenüber den anderen Tagen. Trotzdem also bei den angeführten Versuchen IIIa, IVa und Va die Zuckerinjektion einen die Temperatur erniedrigenden Einflufs ausübt, in den vier anderen Versuchen Ia, IIa, VIa so gut wie nicht, zeigt sich in der hauptsächlichen Wirkung der Injektion bei allen Versuchen nicht der geringste Unterschied, d. h. die Senkung des Gesamtkraftumsatzes besteht hier wie dort.

Immerhin ist dieser starke Abfall der Temperatur (2°—4°) ein wichtiger Hinweis gewesen, dafs wir uns mit der Injektion von 50 g Dextrose auf 500 ccm Wasser an der äufsersten Grenze befinden, welche für solche Operationen zulässig ist.

Man könnte nun meinen, dafs der Abfall der Temperatur in diesen beiden Versuchen die starke Senkung des Gesamtumsatzes und der Wärmeproduktion bewirkt habe. Die Untersuchungen von O. Frank[1]) und Fritz Voit haben uns nämlich gelehrt, dafs die Zersetzungsgröfse der Tiere im wesentlichen auch abhängt von der Innenwärme derselben; sie fanden, dafs 1° Temperaturunterschied die Kohlensäureabgabe um ca. 7% verändert. Da jedoch, wie dargetan, in den übrigen Versuchen trotz gleichbleibender Temperatur die gleiche Senkung der Zersetzungsgröfse und der Wärmeproduktion vorhanden ist,

1) O Frank und Fr. Voit, Zeitschr. f. Biol. 1901, Bd. 42 S. 351.

so kann die Temperaturerniedrigung nicht die Ursache dieser Erscheinung sein. Umgekehrt läfst sich zeigen, dafs trotz stark erniedrigter Eigentemperatur die Wärmebildung nicht beeinflufst ist. Im Versuch IV a (Tab. 33, S. 209) ist am ersten Tage nach der Injektion die Eigenwärme des Tieres 35,6°; trotzdem beträgt die Wärmeproduktion 140 Kal. gegen 108 Kal. am Injektionstage.

Ich habe schon des öfteren von der Injektion einer Zuckerwasserlösung gesprochen und ich wollte damit andeuten, dafs gerade dem Wasser vielleicht eine besondere Bedeutung bei unserer ganzen Frage zukäme. Im Verfolge dieser Idee habe ich schon vor längerer Zeit begonnen, den Einflufs des per os und subkutan in reichlicher Menge gegebenen Wassers experimentell zu prüfen. Ich verfüge über eine gröfsere Anzahl von in dieser Richtung angestellten Respirationsversuchen, die in Bälde im Zusammenhang veröffentlicht werden sollen. Die hierbei gewonnenen Resultate sind so bemerkenswert und für unsere Schlufsfolgerungen so wichtig, dafs ich schon jetzt darauf Bezug nehmen möchte.

Wir haben im 1. Kapitel des 2. Abschnittes S. 197 gesehen, dafs, wenn man einem sonst hungernden Tiere eine reichliche Wassermenge zuführt, in welcher ein dem im Hunger zerstörten Fett entsprechendes Traubenzuckerquantum gelöst ist, nicht die geringste Steigerung der Gesamtwärmeproduktion erfolgt. Das einverleibte Kohlenhydrat wird resorbiert und tritt als Fettschützer und Eiweifssparer auf. Es wird aber dabei nicht die geringste zum Ausdruck kommende »Verdauungsarbeit« geleistet. Gibt man aber dem hungernden Tiere Wasser allein ohne einen in ihm gelösten Nahrungsstoff in den Magen, so zeigen die Fettzersetzung und der Eiweifszerfall eine bemerkenswerte Erhöhung, die ihren Ausdruck auch in einem beträchtlichen Anstieg der Wärmeproduktion findet. Ich will die Gründe dieser auf den ersten Blick merkwürdigen Erscheinung in dieser Abhandlung nicht entwickeln. Es ist jedoch unmöglich, dafs das dem Organismus zugeführte reine Wasser mehr Verdauungsarbeit macht, als wenn in dem Wasser noch ein anderer Nahrungsstoff gelöst

beigebracht wird; natürlich vorausgesetzt, dafs die von uns beobachtete Mehrung des Stoffumsatzes nach reiner Wassergabe auf einer »Verdauungsarbeit« im Zuntz-Meringschen Sinne beruhte.

Ich habe sodann, nachdem sich die auffallende Erscheinung ergeben hatte, dafs Zuckerwasserlösung, subkutan gegeben, den Gesamtumsatz im Tierkörper stark herabsetzt, zu ihrer weiteren Erklärung Kontrollversuche mit subkutaner Injektion reinen Wassers gemacht. Auch diese werden im Anschlufs an die entsprechenden per os-Versuche ausführlich publiziert werden. Dabei zeigte sich nun, dafs reines Wasser, subkutan zugeführt, durchaus anders wirkt als das per os gegebene. Denn es findet hier nicht nur keine Erhöhung des Umsatzes wie bei Zufuhr in den Magen, sondern ein starker Abfall der Zersetzungsgröfse statt. Das ganze Verhalten ist aufserordentlich ähnlich dem bei unseren Subkutanversuchen mit Zucker: eine scharf markierte, kräftige Senkung der Stoffzersetzung am Injektionstage und ein kleiner Anstieg am ersten Nachtage. Besonders auffällig ist bei dem Subkutanversuch mit reinem Wasser der starke Abfall der Eiweifszersetzung, ganz wie bei den subkutanen Zuckerversuchen, während bei Zufuhr von Wasser »per os« beim hungernden Tiere stets ein Anstieg der Eiweifszersetzung erfolgt. Nun schien die Frage gelöst zu sein.

Das Wasser allein mufste es sein und nicht der darin gelöste Zucker, welches die in den Subkutanversuchen durchweg beobachtete Erscheinung des verminderten Stoffumsatzes hervorbrachte. Es lassen sich mehrere Wirkungen denken, wodurch das reine Wasser solche Folgen nach sich ziehen könnte. Der von uns gewählte Weg der subkutanen Zufuhr ist von vornherein dem tierischen Organismus nicht angepafst. Die Zufuhr selbst mufste verschiedene Schädlichkeiten im Gefolge haben, um so mehr, wenn wir überlegen, dafs wir den Tieren durchschnittlich den zehnten Teil ihres Gewichtes, in zwei Fällen sogar den sechsten Teil, mit dieser Zuckerwasserlösung beibrachten; das sind enorme Werte. Eine solche Flüssigkeitsmasse konnte schon auf rein mechanischem Wege gewisse Funktionen des Organismus beeinträchtigen und ausgebreitete Zellmassen schwer schädigen.

Auch nach der rein physikalischen Seite mufste eine solche Flüssigkeitsmasse sich geltend machen. Bei der hohen Bedeutung, welche der Eigenwärme des Tieres hinsichtlich des Umsatzes der Stoffe zukommt, war ich auf diesen Umstand besonders bedacht gewesen. Das Wasser wurde deshalb auch stets blutwarm injiziert, und in meinen reinen Wasserversuchen hat sich in keinem Falle ein Abfall der Temperatur gezeigt. Immerhin mufste ja, solange das Wasser noch ganz oder zum Teil unresorbiert in und unter dem Unterhautzellgewebe des Tieres lagerte, diese Wasserhaut sich auch in streng physikalischem Sinne (Wärmeleitung etc.) anders verhalten als die normale. Doch läfst sich durch diese beiden Momente allein die beobachtete Wirkung noch nicht erklären. Dagegen fiel eine andere Überlegung schwer in die Wagschale. Reines Wasser stellt dem Blute sowohl als den Gewebesäften gegenüber eine stark hypotone Flüssigkeit dar. Nach Injektion solcher Wassermengen findet nun notwendigerweise auf osmotischem Wege ein mehr oder weniger stürmischer Ausgleich der Konzentrationsverhältnisse statt, das Wasser wirkt in physikalischem Sinne nicht nur auf die direkt von ihm umspülten Zellen des subkutanen Bindegewebes, sondern es macht seinen Einflufs chemotaktisch auf weite Strecken hin geltend. Man kann sich vorstellen, dafs durch den Einbruch einer so grofsen hypotonen Flüssigkeitsmenge Verhältnisse geschaffen werden, die den Ausgleichungsvorgängen des Körpers aufserordentlich zu schaffen machen. Naturgemäfs wird diese ganze Störung, soll sie nicht zu bleibender Schädigung oder gar zum Erlöschen des Organismus führen, nur von vorübergehender, und zwar relativ kurzer Dauer, sein; und dem entsprechen auch alle Wahrnehmungen, die wir bei unseren Versuchen durchweg gemacht haben. Das Darniederliegen des Stoffwechsels war nur immer in dieser, sagen wir: »Ausgleichsperiode« von 24 Stunden zu beobachten. In der nachfolgenden Periode der Erholung ist in allen Fällen ein kräftiger Anstieg der Zersetzungen und der Wärmeproduktion vorhanden.

Nachdem ich die obige Überlegung durchgeführt hatte, nach der die wirkende Ursache nicht so sehr am Wasser an sich lag,

sondern in seiner osmotischen Wirkung, war diese Hypothese auf experimenteller Grundlage noch weiter zu verfolgen. Ich wollte nämlich zusehen, welchen Erfolg es hatte, wenn ich einem Kaninchen zwar die gleiche Menge Wasser wie vorher subkutan zuführte, jedoch in Form einer Kochsalzlösung, die denselben osmotischen Druck wie das Blut hatte, die also, mit anderen Worten, blutisoton war. Ich überlegte dabei folgendermafsen:

Wenn wirklich in erster Linie die osmotische Wirkung des eingebrachten hypotonen destillierten Wassers und die damit verbundenen Ausgleichsvorgänge im Tierkörper die Veranlassung des beobachteten eigentümlichen Verhaltens waren, so mufste bei Zufuhr einer blutisotonen Wassermenge ein anderes, und zwar mehr normales, Bild sich ergeben. In der Tat bestätigte der Versuch aufs vollkommenste diese theoretische Erwägung. Ein Kaninchen, dem 300 ccm einer blutwarmen 0,9 proz. Kochsalzlösung unter die Haut eingespritzt wurden, zeigt bei völligem Wohlbefinden und gleichbleibender Eigenwärme keinerlei Abfall seiner Gesamtzersetzung und Wärmeproduktion. Hier fallen die angegebenen osmotischen Ausgleichsvorgänge, welche ich vorher als erklärende Ursache für die Senkung der Zersetzungsgröfse herangezogen habe, weg; die Beibringung grofser blutisotoner Wassermengen stellt für den Organismus und seine Zellmasse nichts Fremdartiges dar, es wird vielmehr in erster Linie nur das Volumen der Gewebsflüssigkeit vermehrt. Die klinische Erfahrung, welche sich nach grofsen Blutverlusten des Mittels der subkutanen Kochsalzinfusionen mit gröfstem Erfolg bedient, ist ja in ihrer Wirkung auch nach dieser Richtung zu deuten. Was nun aber für das osmotische Verhalten destillierten Wassers gilt, gilt prinzipiell auch für 10 proz. Zuckerlösungen. Bei jenem ist eine hypotone Flüssigkeit gegeben, nach deren Injektion ein Ausgleich von der Gewebsflüssigkeit und dem Blute her statthat, bei dieser aber eine hypertone Lösung, nach deren Einverleibung der Ausgleich von dieser Zuckerlösung nach der Gewebsflüssigkeit und dem Blute hin erfolgt. In diesen beiden Fällen werden die Zellen in ganz anderer Weise in Mitleidenschaft gezogen werden als durch die Anwesenheit einer gleichgespannten Flüssigkeit.

Wir sind also wohl berechtigt, zum Schlusse die durch so mannigfache Versuche begründete Anschauung auszusprechen, dafs es sich bei dem von uns beobachteten vorübergehenden Darniederliegen des Gesamtstoffwechsels nach gröfseren subkutanen Zuckerwassermengen nicht um eine Wirkung des Zuckers an und für sich handelt und auch nicht um eine solche des als Lösungsmittel dienenden Wassers. Vielmehr ist die ganze Erscheinung die Folge einer durch osmotische Ausgleichsvorgänge bedingten Schädigung der Zellen.

Zusammenfassung der Versuchsergebnisse.

1. Eine Verdauungsarbeit im Zuntz-Meringschen Sinne gibt es nicht.
2. Führt man einem hungernden Tiere »per os« so viel Traubenzucker in wässeriger Lösung zu, als dem im Hunger zerstörten Fett entspricht, so erfährt die Gröfse der Gesamtzersetzung und die Wärmeproduktion des Tieres keine Änderung. Für das im Hunger zersetzte Fett tritt in isodynamen Mengen das eingeführte Kohlenhydrat ein, welches dann durch seine Verbrennung die in den »per os«-Versuchen beobachtete CO_2-Steigerung hervorruft. Es ist bemerkenswert, dafs nach Beibringung der zur Lösung des Zuckers verwendeten Menge reinen Wassers »per os« ohne Zucker eine Erhöhung des Eiweifs- und Fettzerfalles erfolgt.
3. Nach subkutaner Zufuhr der gleichen Zuckermenge, wie sie bei den »per os«-Versuchen in Anwendung kam, zeigt sich bei gleichbleibender CO_2-Ausscheidung eine nach 24 Stunden vorübergehende, aufserordentlich starke Verminderung der Gesamtzersetzung und der Wärme produktion. Hiebei ist in erster Linie der Eiweifszerfall ganz bedeutend herabgedrückt. Dieses Verhalten ist nicht die Folge einer toxischen Wirkung des Zuckers, den die Tiere, »per os« gegeben, anstandslos ertragen,

es ist vielmehr zurückzuführen auf eine Schädigung der Zellen infolge der durch die eingespritzte Zuckerwasserlösung auftretenden osmotischen Ausgleichsvorgänge.

4. Die Resorption einer in das Unterhautzellgewebe in 10proz. wässeriger Lösung eingebrachten Traubenzuckermenge, wie sie dem Fettverlust des Tieres im Hunger entspricht, ist im Laufe von 24 Stunden nahezu vollendet.
5. Beim Kaninchen tritt selbst nach grofsen Zuckergaben (per os oder subkutan) nur in der Hälfte der Fälle etwas Zucker in den Harn über.

Anhang.

Versuche über die Resorption einer subkutan beigebrachten Zuckerlösung aus dem Unterhautzellgewebe des Tierkörpers (Kaninchen) im Laufe von 24 Stunden.

Bevor ich die bei meinen Subkutanversuchen erhaltenen Resultate kritisch verwerten durfte, war vor allem die Überlegung anzustellen, ob auch aller auf diese Weise subkutan beigebrachte Zucker aus dem Unterhautzellgewebe resorbiert und in die Säftebahn gelangt war. Diese Frage mufste in erster Linie klargestellt sein; denn natürlicherweise durfte ich nur dann den eingespritzten Zucker als im Organismus verwertet in Rechnung setzen, wenn der sichere Nachweis erbracht worden war, dafs die eingebrachte Zuckermenge auch wirklich nicht etwa noch im Tierkörper zum gröfsten Teil als solche lagere. Über diese Frage liegen keine exakten Versuche vor, es war daher nötig, Versuche in dieser Richtung anzustellen.

1. Kapitel.

Vorversuche.

Ehe ich an die eigentlichen Versuche ging, war es nötig, mir zuerst Aufschlufs über einige Vorfragen zu verschaffen. Es war vor allem zu prüfen, ob es gelingt, eine frischem Fleisch beigebrachte Zuckermenge wieder quantitativ, d. h. ohne berücksichtigenswerte Verluste, zurückzugewinnen. Es war ja denkbar, dafs der Traubenzucker durch gewisse im Fleisch vorkommende Stoffe zerlegt und so dem Nachweis entzogen würde. Ferner war die von mir angewandte Methode der quantitativen Bestimmung zuerst einer Prüfung auf ihre Genauigkeit und Verlässigkeit zu

unterziehen. Erst nach Klarstellung dieser Punkte durften die bei den eigentlichen Versuchen gewonnenen Resultate Anspruch auf strenge Gültigkeit machen.

Methode.

Wenn auch das Kochen im siedenden und reichlich überschüssigen Wasser bei schwach saurer Reaktion meist zur Abscheidung der Eiweifsstoffe genügt, so bleibt doch leicht ein wenig Eiweifs in Lösung. Es ist aber unbedingt nötig, wenn man den Zucker in solchen Lösungen quantitativ bestimmen will, das Eiweifs zuvor völlig abzuscheiden und auch sonst darauf zu achten, dafs die Lösung, in der er sich befindet, keine seinem Bestande schädlichen Beimengungen enthält. Ich bediente mich hiezu einer 5% igen Phosphorwolframsäure, welche der mit Salzsäure bis zur Kongopapierreaktion versetzten zuckerhaltigen Flüssigkeit im Überschufs zugegeben wurde. Nun wird geprüft, ob Phosphorwolframsäure und Salzsäure eine Zuckerlösung zersetzen. Für die Salzsäure war dies im vorhinein nicht anzunehmen, da hierüber eine Erfahrung von Pflüger[1]) vorliegt, welcher gefunden hat, dafs der Titer einer bestimmten Dextroselösung selbst durch das mehrstündige Kochen mit einer 2,2% igen Salzsäurelösung nicht verändert wird.

I. 5,2 g Traubenzucker werden in 500 ccm destilliertem Wasser gelöst.

1. 50 ccm der Lösung nach Allihn bestimmt ergeben 5,26 g
2. 50 ccm der Lösung mit 30 ccm Phosphorwolframsäure + Salzsäure + destilliertem Wasser auf 100 aufgefüllt, 2 Stunden stehen gelassen, ergeben . 5,15 g
3. 50 ccm der Lösung in einem Hartglaskolben zur Trockne gebracht, mit Wasser aufgenommen, auf 100 aufgefüllt, ergeben . . . . 5,212 g

Letzterer Befund bestätigt die Angabe Bickels[2]), dafs in neutraler Lösung eingedampfter Zucker sich nicht verändert.

1) A. Bickel, Pflügers Archiv 1889, Bd. 75 S. 263.

2) a. a. O. S. 261.

Jetzt war nachzusehen, ob es gelingt, aus einem Fleisch-Zuckergemenge den Zucker wieder quantitativ zurückzuerhalten.

II. Rückbestimmung einer dem Fleisch beigemischten Zuckermenge.

Feingewiegtes Fleisch wird mit einer abgewogenen, in möglichst wenig Wasser gelösten Traubenzuckermenge versetzt und nach gründlicher, des öfteren wiederholter Mischung eine gewisse Zeit stehen gelassen. Zur Bestimmung des beigemischten Traubenzuckers wird das Fleisch-Zuckergemenge in einen Topf mit heifsem Wasser gebracht und allmählich mit stets gröfseren Portionen Wasser ausgekocht. Dann wird vom Rückstand abfiltriert und mehrmals mit heifsem Wasser nachgewaschen; das Filtrat wird auf ein der zu erwartenden Zuckermenge entsprechendes Volumen aufgefüllt. Als beste Methode der Rückbestimmung erwies sich folgende:

50 ccm des Filtrats werden nach Zufügung von verdünnter Salzsäure bis zur Tropäolinreaktion mit einer 5 %igen Phosphorwolframsäure versetzt, bis kein Niederschlag mehr erfolgt, ein kleiner Überschufs hinzugegeben und mit Wasser auf 100 ccm aufgefüllt. Vom stets sehr reichlichen Niederschlag wird abfiltriert und von der klaren Lösung 25 ccm zur Allihnschen Zuckerbestimmung verwendet.

Ich gehe nun über zur kurzen Darlegung der Protokolle der einzelnen Untersuchungen:

1. Zu 460 g feingewiegtem Fleisch zugesetzt **9,8623** g Zucker. Nach 5 Stunden Eintragung in 6 l heifses Wasser, kocht 2 Stunden, Wasser abgegossen, durch neues ersetzt, filtriert, die Prozedur mehrmals wiederholt. Zum Schlusse kommt die ganze Fleischmenge aufs Filter; es wird einige Male mit heifsem Wasser nachgewaschen. Die vereinigten Filtrate werden eingeengt und im Mefskolben auf 1000 ccm aufgefüllt.

Rückbestimmung a ergibt: **9,873** Zucker.

Die Flüssigkeit wird nach Toluolzusatz aufbewahrt. Nach 14 Tagen

Rückbestimmung b ergibt **9,80** g Zucker.

2. Zu 470 g feingewiegtem Fleisch zugesetzt **10,0** g Zucker. Nach 1/2 Stunde Eintragung in ca. 2 l heifses Wasser, das von Zeit zu Zeit abgegossen, filtriert und durch frisches ersetzt wird. Sonstiges Verfahren wie bei 1. Rückbestimmung ergibt **9,5888** g Zucker.

3. Zu 440 g feingewiegtem Fleisch zugesetzt: **23,511** g Zucker. Nach 3 Stunden Verarbeitung wie bei 1. Rückbestimmung ergibt **22,528** g Zucker.

4. Zu 440 g feingewiegtem Fleisch zugesetzt: **11,934** g Zucker. Nach 4 Stunden Verarbeitung wie bei 1. Die Phosphorwolframsäure erzeugte in der salzsauren Flüssigkeit stets einen mehr oder weniger reichlichen Niederschlag im Mefskolben. Um mich über den Einflufs dieses Niederschlags auf die Änderung der Volumenverhältnisse zu unterrichten, machte ich bei diesem Versuche vier Bestimmungen, indem ich wechselnde Mengen der Flüssigkeit auf verschiedene Volumina auffüllte.

a) 50 ccm d. Filtr. + H Cl + Phosphorwolframs. + dest. Wasser auf 100 ccm aufgefüllt = **12,72** g.

b) 50 ccm d. Filtr. + H Cl + Phosphorwolframs. + dest. Wasser auf 100 ccm aufgefüllt = **12,66** g.

c) 50 ccm d. Filtr. + H Cl + Phosphorwolframs. + dest. Wasser auf 100 ccm aufgefüllt = **12,25** g.

d) 25 ccm d. Filtr. + H Cl + Phosphorwolframs. + dest. Wasser auf 100 ccm aufgefüllt = **12,06** g.

In der Tat ist hier bei d die Genauigkeit am gröfsten, wo beim kleinsten Niederschlag auf eine relativ hohe Marke aufgefüllt wurde. Ich konnte also dartun, dafs die angewandte Methode für die uns interessierende Frage genügend genaue und verläfsliche Resultate liefert. Nachdem nun durch diese Versuche festgestellt worden ist, dafs der Zucker als solcher in einem Fleischgemenge, mit dem er viele Stunden in Berührung bleibt, eine Zerlegung, welche seine quantitative Bestimmung ungenau machte, nicht erfährt, nachdem ferner dargetan war, dafs die angewendete Methode genaue Resultate gibt, ging ich zum eigentlichen Tierversuch über.

2. Kapitel.

Versuche am Tier.

I. Versuch.

Ein Kaninchen V von 2811 g Gewicht und 38,3° Temperatur wurde auf Karenz gesetzt. Am 4. Tage der Karenz (dieser Tag entspricht dem bei den Hauptversuchen eingehaltenen Injektionstage) erhielt das Tier morgens $9^1/_2$ Uhr eine subkutane Injektion von 31,68 g Dextrose. Am nächsten Tage $9^1/_2$ Uhr vormittags, also 24 Stunden nach der Injektion, wurde das Tier mittels Nackenschlages getötet, die Leber rasch herausgenommen, gewogen und sofort in kochendes Wasser geworfen. Unter Wasser wird sie dann in ganz kleine Stücke zerschnitten und der Glykogengehalt nach der Methode Brücke-Külz bestimmt. Das Prinzip dieser Methode darf ich als bekannt voraussetzen. Nun wird das Tier in eine gröfsere Blechreine gebracht und das Fell rasch abpräpariert. An der Injektionsstelle findet sich eine geringe ödematöse Durchtränkung. Das Tier wird alsdann möglichst rasch zerkleinert und aus der Reine in einen grofsen Topf mit heifsem Wasser gebracht. Die Innenseite des Felles wird mit dem Messer kreuz und quer aufgeschnitten und ebenfalls ins Wasser gebracht; selbstverständlich wird auch die Reine sorgfältig abgespült. Das Tier blieb im ersten Sudwasser (5 l) 2 Stunden, dann wurde das Sudwasser abgegossen und filtriert. Das Filtrat, welches deutliche Zuckerreaktion gab, wurde eingeengt. Nun wurde der Tierkörper nochmals mit frischem, destilliertem Wasser eine Stunde lang gekocht, das Wasser wieder abgegossen, filtriert und mit dem ersten Sudwasser vereinigt. Auch das zweite Sudwasser erwies sich als zuckerhaltig. In dieser Weise wurde fortgefahren, bis das eingeengte Filtrat des Sudwassers keine Zuckerreaktion mehr gab. Zur Sicherheit wurde am Schlusse noch einmal mit einer gröfseren Wassermenge (4 l) eine Stunde ausgezogen, das Ganze mit Toluol versetzt, am nächsten Tage filtriert und eingeengt. Die so gewonnene Flüssigkeit gab weder eine Zuckerreaktion, noch liefs sich mit Phenylhydrazin ein Glukosazon bilden. Die vereinigten Filtrate wurden eingeengt und der Zucker nach der in den Kontrollversuchen zur

Anwendung gelangten Methode bestimmt. 50 ccm des Filtrats wurden in einem 100 Meſskolben bis zur Tropäolinreaktion mit Salzsäure versetzt und dann 25 ccm Phosphorwolframsäure dazu gegeben. Das Ganze wurde bis zur Marke mit destilliertem Wasser aufgefüllt, gut gemischt, absitzen gelassen, filtriert und im Filtrat der Zucker nach Allihn bestimmt. Es fanden sich im ganzen Tiere von 31,68 g eingespritztem Zucker noch 5,712 g Dextrose vor, so daſs also 25,868 g zur Verwertung innerhalb 24 Stunden gelangten. Das Kaninchen war kurz vor dem Tode katheterisiert worden, im Harn fand sich kein Zucker. Von den 32 g injizierter Dextrose sind noch 0,32 g in Abrechnung zu bringen, welche in dem Injektionsschlauch resp. der Kanüle zurückgeblieben waren. Die Resultate der Untersuchung finden sich in der Tabelle S. 91 zusammengestellt.

II. Versuch.

Kaninchen W von 3082 g Gewicht, Temperatur 38,4°, erhielt 9½ morgens 16 g Dextrose in die rechte Flanke injiziert, 9½ Uhr abends wurden 16 g Dextrose in die linke Flanke eingebracht; zu beiden Injektionen war der Zucker in je 150 ccm körperwarmem, destilliertem Wasser gelöst. Am nächsten Morgen 9½ Uhr, also 24 Stunden nach der ersten Injektion in die rechte Flanke und 12 Stunden nach der zweiten Injektion in die linke Flanke, Tod durch Nackenschlag; kurz vorher wurde katheterisiert: 80 ccm Harn, kein Zucker, Temperatur 38,5°. Die weitere Bearbeitung des Tieres vollzog sich genau nach der bei Kaninchen V eingeschlagenen Methode. Nur mit einem Unterschiede. Um nämlich über den zeitlichen Ablauf der Resorption noch Genaueres zu erfahren, hatte ich die Dextroseinjektion in 12stündigen Perioden vorgenommen. Es wurde daher zuerst das Fell der rechten Seite des Tieres bis zum Rückgrat vom Unterhautzellgewebe losgetrennt und von der hier in sehr geringer Menge befindlichen leichten ödematösen Durchtränkung eine kleine Probe (einige Kubikzentimeter) in ein Reagenzglas eingepreſst. Die qualitative Untersuchung dieser Flüssigkeit ergab keinen Zuckergehalt. In derselben Weise wurde mit der linken Seite

des Tieres verfahren, in welche die Injektion erst 12 Stunden vor dem Tode gemacht worden war. Hier fand sich eine zwar geringe, aber doch im Gegensatz zur rechten Seite deutliche ödematöse Durchtränkung des Gewebes vor. Eine von dieser Seite entnommene Flüssigkeitsprobe ergab einen positiven Ausfall der Zuckerprobe.

Bei diesem Kaninchen W fanden sich von 31,72 g injizierter Dextrose im ganzen Tierkörper noch 6,876 g vor, so dafs also 24,844 g Dextrose zur Zersetzung im Organismus gelangten.

Zur besseren Übersicht stelle ich die in den beiden Versuchen erhaltenen Werte in folgender Tabelle zusammen. Sämtliche Zahlen stellen das Mittel aus gut übereinstimmenden Doppelanalysen dar.

Kaninchen	Gewicht der Tiere g	Eingespr. Zucker g	Zucker gefunden g	Zucker im Harn g	In 24 Std. verwertet
V	2367	31,68	5,712	0	25,968
W	3082	31,72	6,876	0	24,844

Es war nun ferner zuzusehen, ob sich vielleicht ein mehr oder weniger grofser Teil des eingeführten Zuckers in der Leber als Glykogen abgelagert fände, welcher so der schnellen Verbrennung entzogen wäre. Über diesen Punkt liegen einige ältere Erfahrungen vor. C. Voit[1]) spritzte drei Kaninchen nach viertägigem Hunger 50 g Traubenzucker unter die Haut. Die Versuche betreffen drei Tiere von einem Durchschnittsgewicht, welches von derselben Gröfsenordnung ist wie das meines Kaninchens V. In der Leber seines Versuchstieres fanden sich im Mittel 3,5 g = 5% Glykogen.

Er[2]) konnte ferner erweisen, dafs die Anhäufung von Glykogen nach subkutaner Zufuhr von Traubenzucker nicht so bedeutend ist wie die nach Zufuhr per os. Diese Beobachtung ist für die vergleichende Untersuchung der Kohlensäureausscheidung bei meinen Subkutan- und per os-Versuchen des zweiten Teiles von Bedeutung. Es kommt ja für die vergleichende Berechnung des

1) C. Voit, Zeitschr. f. Biol. 1891, Bd. 28 S. 286.

2) a. a. O. S. 287.

Nutzeffekts vor allem darauf an, zu zeigen, dafs nach subkutaner Zufuhr von Traubenzucker nicht etwa unverhältnismäfsig mehr Glykogen gebildet wird als nach innerlicher Darreichung.

Gumprecht[1]) fand in 14 Versuchen nach Injektion von je 20 g Zucker an leichten bis mittelschweren Kaninchen und nach 4—8tägigem Hunger einen durchschnittlichen Glykogengehalt der Leber von 4%. Nun will ich meine Ergebnisse in folgender Tabelle anführen, welche sich im wesentlichen mit den oben erwähnten Befunden decken.

Kaninchen	Gewicht des Tieres g	Gewicht der Leber g	Glykogen g	Glykogen %
V	2367	58	2,42	4,16
W	3082	67	2,59	3,88

Wir sehen demnach, dafs aus dem Unterhautzellgewebe weitaus der gröfste Teil der injizierten Zuckermenge in kurzer Zeit resorbiert und zur völligen Verbrennung gelangt ist; nur ein kleiner Teil davon = 15% ist nach 24 Stunden noch vorhanden; dabei ist aber noch in Betracht zu ziehen, dafs im Tierkörper auch ohnedies eine wenn auch geringe Traubenzuckermenge vorhanden ist.

Herr Prof. M. Cremer hat mich in die Technik der Stoffwechselversuche eingeführt und habe ich diese Arbeit unter seiner speziellen Leitung und ständigen Beihilfe beendigt; ich spreche ihm hiermit meinen besten Dank aus.

1) Gumprecht, a. a. O. S. 129.

Untersuchungen über die Vokale.

Von

Edward Wheeler Scripture.

(Mit Tafel I und II.)

I. Untersuchungen mittels Luftdruckänderungen.

Zur Registrierung der Luftdruckänderungen und der Stimmlippenschwingungen beim Sprechen habe ich teils eine gewöhnliche Mareysche Schreibkapsel, teils eine kleinere von Rousselot vorgeschlagene Modifikation angewandt. Mittels eines Gummischlauches war die Kapsel mit einem kleinen Trichter verbunden. Man spricht in den Trichter hinein, und die Luftbewegungen werden auf einer berufsten Trommel registriert.

Die Schreibspitze der Kapsel soll die schwach berufste Papierfläche nur ganz leise berühren; auf diese Weise erhält man sehr feine, zum Messen geeignete Linien.

Bei derartigen Versuchen mufs die Registriertrommel mit einer gleichmäfsigen Geschwindigkeit von nicht unter 1 mm pro Sekunde gehen, und dabei eine ziemlich lange Laufzeit besitzen. Dies erreicht man am vollkommensten mit genau regulierbarem elektrischem Antrieb[1]); da aber eine solche Einrichtung selten vorhanden ist, wird man auf die üblichen Uhrwerktrommeln angewiesen sein. Da die Trommelgeschwindigkeit fortwährend im Abnehmen ist, soll man eine Zeitlinie unmittelbar vor und nach

1) Mittels ein, zwei oder mehr Achsen in verstellbaren Lagern und darauf gesetzten Zahnrädern und Schnecken kann man einen dauernden Gang mit beliebiger Geschwindigkeit erzielen. Solche Lager sind in meinen Researches in Experimental Phonetics (Carnegie Institution) Ch. I abgebildet.

jeder Registrierung auftragen, also nach jeder Serie von Wörtern, nach jedem Satz usw. Dies macht man am besten mit einer mit Schreibspitze versehenen Stimmgabel, welche mit freihändig an die Trommel schnell an gewünschter Stelle gebracht wird. Das Mittel aus der vor und nach der Registrierung aufgezeichneten Zeitlinien liefert die Zeitgleichung.

Um über Eigenton und Dämpfung des Systems — Hebel, Membrane, Luftsäule — ein Urteil zu bekommen, befestigt man den gehobenen Hebel mit einem dünnen Faden; wenn der Faden durchgebrannt wird, fällt der Hebel plötzlich. Die Kurve (Fig. 1) zeigt die Eigenschwingungen der kleineren Kapsel; ihre Periode ist 0,025 Sek., also ihre Schwingungszahl 40 pro Sekunde. Für die gröſsere Kapsel wurde eine Periode von 0,099 Sek., also eine Schwingungszahl von 11 gefunden.

Fig 1. Eigenschwingungen der kleineren Kapsel.

Der Grad der Dämpfung findet seinen Ausdruck in dem steilen Abfall der Amplituden; den Dämpfungskoeffizienten kann man nach den bekannten Methoden der Physik berechnen. Bei einer Elongation wie in Fig. 1 schwingt die kleine Kapsel in vier Perioden aus; selbst bei einer zweifach so groſsen Elongation schwingt die gröſsere Kapsel in einer Periode aus; sie ist aber sehr stark gedämpft.

Der Apparat kann erstens zum registrieren des Stimmtons dienen. Wenn man in den dicht am Munde gehaltenen Trichter einen Vokal hinein singt, bekommt man eine Wellenlinie, deren Wellen der Tonhöhe der Stimme entsprechen; je höher der Ton desto kürzer die Wellen.

Um die Tonhöhe des Vokals zu bestimmen, miſst man die Länge jeder Welle. Diese Messungen können mittels einer in Zehntelmillimeter eingeteilten Skala unter einer Lupe (am besten mittels einer ins Auge geklemmten starken Mineralogen- oder Uhrmacherlupe) ausgeführt werden; das Verfahren ist aber äuſserst ermüdend. Besser ist es, ein Meſsokular mit tiefschwarzen Strichen in ein Mikroskop einzusetzen, und das Mikroskop auf einen Schlitten zu montieren.[1])

1) In meinen Researches in Experimental Phonetics (Carnegie Institution

Man liest die Skalenteile für die aufeinanderfolgenden Gipfel oder Täler ab, und gewinnt die Wellenlängen durch Subtraktion. Durch Multiplikation mit der Zeitgleichung bekommt man die Wellenlänge in Sekunden; die reziproken Werte geben die Schwingungszahlen pro Sekunde an. Die Serie der Schwingungszahlen kann man die »Melodie« des Vokals, des Satzes usw. nennen. Die auf Millimeterpapier eingetragenen Schwingungszahlen bestimmen die »Melodiekurve«.

Wichtig ist es, die Melodiekurven immer nach geeigneten vertikalen und horizontalen Skalen einzutragen. Hier habe ich in der Originalzeichnung für die **Y**-Achse 1 mm = 1 Schwingung und für die **X**-Achse 1 mm = 0,001 Sek. angenommen; bei der Reproduktion wird auf $^1/_{10}$ verkleinert; in den Figuren ist also für **Y** 1 mm = 10 Schwingungen und für **X** 1 mm = 0,010 Sek. Ich empfehle diese Verhältnisse der Einheiten zu allgemeiner Aufnahme; leider sind die früheren Untersuchungen nach ganz verschiedenen Skalen eingetragen, wodurch Vergleiche sehr erschwert sind.

Die Wellenform bei solchen Registrierungen kann für verschiedene Vokale gleich bleiben oder für denselben Vokal je nach der Tonhöhe ganz verschieden aussehen; solche Kurven sind niemals Vokalkurven. Das schwere Hebelsystem kann den langsameren Schwingungen des Kehlkopfs bei Männerstimmen nachfolgen, aber schon einer hohen Männerstimme oder einer weiblichen Stimme ist es nicht leicht, das Gewicht des Hebels und die Spannung der Membrane so anzupassen, dafs man deutliche Wellen bekommt. Den Schwingungen der hohen Vokaltöne kann der Hebel gar nicht nachfolgen. Es sollte nicht nötig sein, diesen Punkt zu betonen; aber es ist schon mehrmals vorgekommen, dafs Forscher, welche mit wirklichen Vokalkurven nicht gearbeitet haben, diese Luftdruckwellen für Vokalwellen gehalten haben.

1906) habe ich einen Apparat beschrieben, welcher speziell für Wellenmessungen konstruiert worden ist; das Mikroskop ist vertikal und horizontal verschiebbar; die Mikrometertrommeln sind in 0,01 mm (event. 0,001 mm) abzulesen. Einen ähnlichen Apparat bekommt man, indem man auf dem Kurvenmefstisch von Runne (Heidelberg) ein Mikroskop von der gewöhnlichen Gröfse montiert.

Wenn noch jemand glauben sollte, dafs seine auf diese Weise erhaltenen Kurven doch Vokalkurven seien, möge er zuerst eine Reihe verschiedener Vokale aufzeichnen und dann mit einem einzigen Vokal durch Änderung der Membranspannung, des Gewichts des Hebels, der Tonhöhe und der Stärke der Stimme versuchen, die Kurven aller anderen Vokalen nachzuahmen; dies wird ihm ohne grofse Mühe gelingen.

Der Apparat registriert zweitens die gröberen Luftdruckschwankungen. Wenn man hineinhaucht, steigt der Hebel; mit Verschwinden des Hauchstroms fällt er. Die Steilheit des Steigens hängt von der Schnelligkeit, mit welcher der Hauch einsetzt und von dessen Stärke; die Steilheit des Fallens, ebenso von der Schnelligkeit ab, mit welcher der Hauch nachläfst. Die Höhengrade sind dem Luftdruck nicht einfach proportional, da die Spannung der Membrane dem steigenden Luftdruck nicht gleichen Schritt hält; aber genauere Untersuchungen über dieses Verhältnis und eine Umzeichnung der Kurven sind für die vorliegenden Untersuchungen entbehrlich. Wenn man also in den Apparat hinein singt oder hinein spricht, werden nicht nur die Schwingungen vom Stimmton, sondern auch die gröberen Schwankungen des Luftdrucks registriert.

Zweierlei kann man gegen die Methode einwenden: 1. dafs die aufgezeichneten kleinen Schwingungen den Eigenton des Hebelsystems und nicht den Ton der Stimme darstellen; 2. dafs die gröberen Schwankungen vom Apparat verfälscht werden.

Der erste Einwand wird von fast jeder Person bei der ersten Bekanntschaft mit Hebelapparaten erhoben; man spricht ja damit einen der elementarsten Gedanken der Mechanik aus. Er wird aber nicht nur von Laien sondern auch von Leuten, die über hinreichende Kenntnisse in Physik zu verfügen glauben, fortwährend vorgebracht. Der Grund liegt darin, dafs die Gesetze der erzwungenen Schwingungen den nicht speziell physikalisch gebildeten Fachmann nicht genügend bekannt sind, und dafs der Einflufs der Dämpfung selbst von Physikern oft übersehen wird.

Wenn das Hebelsystem ohne Dämpfung wäre, so könnte es entweder nur seine Eigenschwingungen ausführen oder gar keine.

Diese Schwingungen würden immer dieselbe Tonhöhe haben. Wenn der Stimmton mit dem Eigenton identisch ist, würde der Hebel mitschwingen, aber sonst nicht. Ein gedämpftes System hingegen kann auf ein ganzes Bereich von Tonhöhen mitschwingen, und zwar mit den Tonhöhen der einwirkenden Schwingungen. Dafs hier der zweite Fall, ein gedämpftes System, vorliegt, beweisen die ganz verschiedenen Tonhöhen, welche registriert werden können. Auch wenn man die Tonreihe aufwärts oder abwärts singt, registriert ein passender Hebel ganz genau die verschiedenen Tonhöhen innerhalb eines bestimmten Bereiches, aufserhalb welchem er nicht anspricht.

Der zweite Einwand hat eine gewisse Berechtigung. Bei plötzlichen Luftstöfsen werden Eigenschwingungen von der in Fig. 1 gezeigten Art zu erwarten sein; bei langsamen Druckänderungen aber werden sie nicht auftreten. Beim Studium der explosiven Laute wird man diesen Punkt immer in Betracht zu ziehen haben; hier bei den Vokalen sind die Kurven unmittelbar als Luftdruckkurven anzusehen.

Die nach dieser Methode gewonnenen Kurven geben Aufschlufs über eine Reihe von Problemen, welche nicht nur für die Phonetik sondern gerade für die Physiologie und Pathologie des Sprechens wichtig sind. Aus einer Sammlung solcher Kurven mögen hier einige besprochen werden. Die hier zum Versuch verwendeten Personen sind G., Sch., Sm. (alle aus Oberbayern), L. (Hannover), K. (Maryland, U. S. A.), S. (New York).

Der grobe Luftdruck in Fig. 2 (gesungener deutscher Vokal) steigt von Null langsam und regelmäfsig bis zu einem Maximum an. Dann schwankt er auf und ab, wobei er im allgemeinen sich allmählich senkt. Am Ende fällt er plötzlich. Dieses typische Verhalten zeigt in den anderen Fällen viele Variationen.

Betrachten wir zuerst den Verlauf des Luftdrucks, abgesehen vom Anfang und Ende. In Fig. 2 sind die Schwankungen beträchtlich; es ist also eine Intensitäts-Unregelmäfsigkeit vorhanden, obwohl dies dem Ohr entgeht. Wenn solche Schwankungen genügend ausgeprägt und hörbar sind, werden sie in der Musik »Tremolieren« genannt. Wir dürfen diesen Ausdruck

übertragen und auch auf die nicht ohne weiteres hörbaren Schwankungen anwenden.

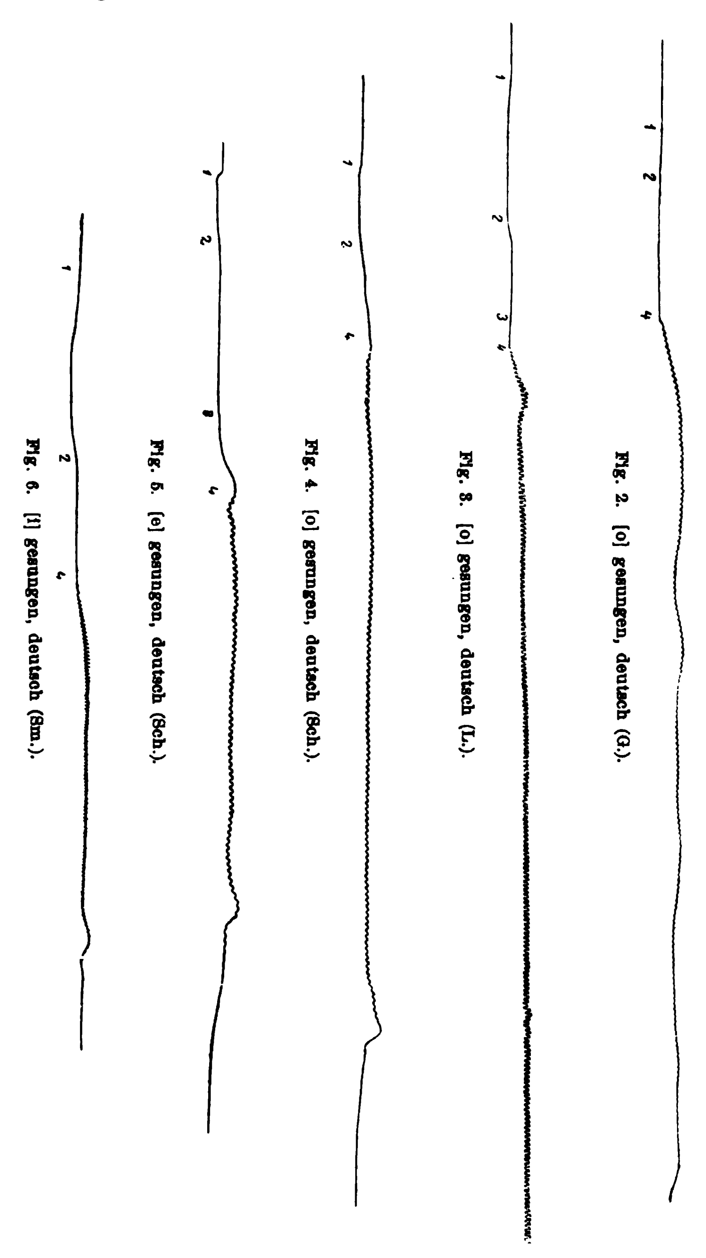


Fig. 2. [o] gesungen, deutsch (G.).

Fig. 3. [o] gesungen, deutsch (L.).

Fig. 4. [o] gesungen, deutsch (Sch.).

Fig. 5. [e] gesungen, deutsch (Sch.).

Fig. 6. [i] gesungen, deutsch (Sm.).

Ein Vergleich mit den anderen Kurven zeigt, dafs dieses »physiologische Tremolieren« überall vorkommt. Es rührt mit grofser Wahrscheinlichkeit von Innervations-Schwankungen der Atemmuskeln her und ist ein Ausdruck der Respirationskontrolle. Bei Sch. (Fig. 4, 5) und Sm. (Fig. 6) ist die Kontrolle bedeutend besser. Bei L. (Fig. 3) ist der Druck auch sehr genau reguliert; es kommen aber plötzlich einige kurze Schwankungen; dieses Verhalten ist bei L. konstant.

Der grobe Luftdruck der gesprochenen Vokale (Fig. 7—10) zeigt in allen Fällen ungefähr dieselben Verhältnisse wie der-

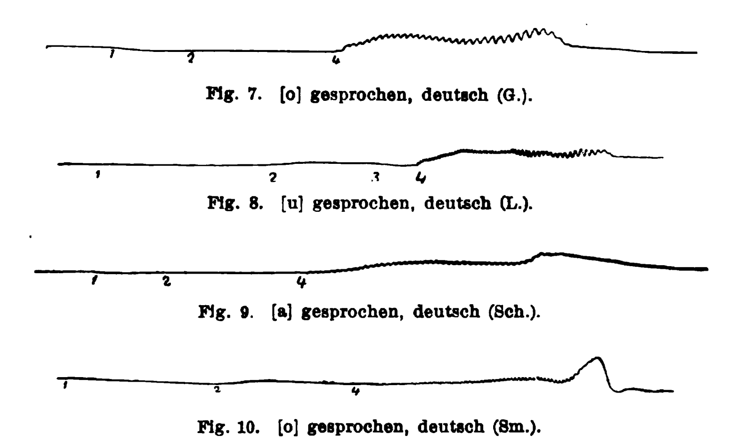


Fig. 7. [o] gesprochen, deutsch (G.).

Fig. 8. [u] gesprochen, deutsch (L.).

Fig. 9. [a] gesprochen, deutsch (Sch.).

Fig. 10. [o] gesprochen, deutsch (Sm.).

jenige der gesungenen Vokale. Die ziemlich grofsen, langsamen Schwankungen bei G., das kurze Tremolieren bei L. und die genaue Kontrolle bei Schm. und Sm. zeigen sich hier auch, aber natürlich in kürzerer Zeit.

Bei den gesungenen Vokalen erreicht der Luftdruck sein Maximum kurz nach dem Anfang; nachher bleibt er konstant (L., Sch.) oder sinkt allmählich (G., Sm.). Bei den gesprochenen Vokalen ist der Luftdruck im allgemeinen ein steigender. Dies tritt besonders deutlich in der Kurve von Sm. (Fig. 10). Öfter aber kommt es vor, dafs der Druck sich nach dem Anfang senkt, um dann gegen Schlufs stark zu steigen (G., Sch.).

Jetzt wenden wir uns zum Verlauf des Stimmtons bei diesen Vokalen.

Die Melodiekurve (Fig. 11) von (o) in Fig. 2 zeigt, dafs die Stimme im ersten Teil auf etwa 130 Schwingungen pro Sekunde sich eingestellt hat, aber allmählich etwas in die Höhe stieg. Fortwährend aber hat sie kleine Schwankungen gemacht; die Einstellung war also nicht genau innegehalten. Dieses Schwanken in der Tonhöhe wollen wir als »Trillern« bezeichnen, wobei wir — ähnlich wie bei »Tremolieren« — den musikalischen Begriff etwas erweitern. Eine gewisse Beziehung zwischen Tremolieren und Trillern ist in diesem Fall zu erkennen; im ersten Drittel des Vokals sind Luftdruck- und Kehlkopf-Einstellungen etwas genauer reguliert als später.[1])

Das physiologische Trillern ist selbst bei Sängern — wie schon Hensen[2]) und Klünder[3]) gezeigt haben — immer vorhanden; ich habe es in allen meinen Aufnahmen gefunden.[4])

Bei L. (Fig. 12) ist die Kontrolle der Stimmhöhe von ungefähr derselben Genauigkeit wie bei G.; ein Zusammenhang zwischen Tremolieren und Trillern läfst sich nicht konstatieren. Bei Sch. (Fig. 13) zeigt sich eine merkwürdig konstante Tonhöhe. Diese und die fast konstanten Luftdruckkurven deuten auf eine sehr genaue Kontrolle seiner Vokaleinstellungen hin.

Bei dem gesprochenen [o] von G. (Fig. 14) ist die Melodie eine zunächst steigende und dann fallende, aber der Ton endet ungefähr, wo er begonnen hat. Die Melodie können wir als eine »konvexe horizontale« bezeichnen. Bei L. (Fig. 15) setzt der Ton hoch ein, um nach kurzem zu fallen; der Verlauf hat eine gewisse Konvexität. Die Melodie wäre also als »konvex fallend« zu bezeichnen. Bei Sch. (Fig. 16) ist die Tonhöhe merk-

1) Über die abgeschriebenen Kurven von einem Fall, wo das musikalische Trillern einer bekannten italienischen Sängerin tatsächlich ein Tremolieren eines hohen Tones war, habe ich in meinen Researches in Experimental Phonetics (Carnegie Institution 1906) berichtet. Es mag oft vorkommen, dafs hohes Trillern durch das leichtere Tremolieren ersetzt wird; das Ohr kann aber den Unterschied nicht empfinden.

2) Arch. Anat. Physiol. (Physiol. Abt.) 1879, S. 155.

3) Arch. Anat. Physiol. (Physiol. Abt.) 1879, S. 119.

4) Elements of Exper. Phonetics, Plates XII, XIII; Philosoph. Studien 1902, XIX, S. 599; Neuere Sprachen 1902/03, X, S. 514; Researches in Exp. Phonetics (Carnegie 1906), Ch. IV.

würdig konstant; wir dürfen die Melodie als »geradlinig-horizontal« bezeichnen. Bei Sm. (Fig. 17) ist die Melodie im allgemeinen

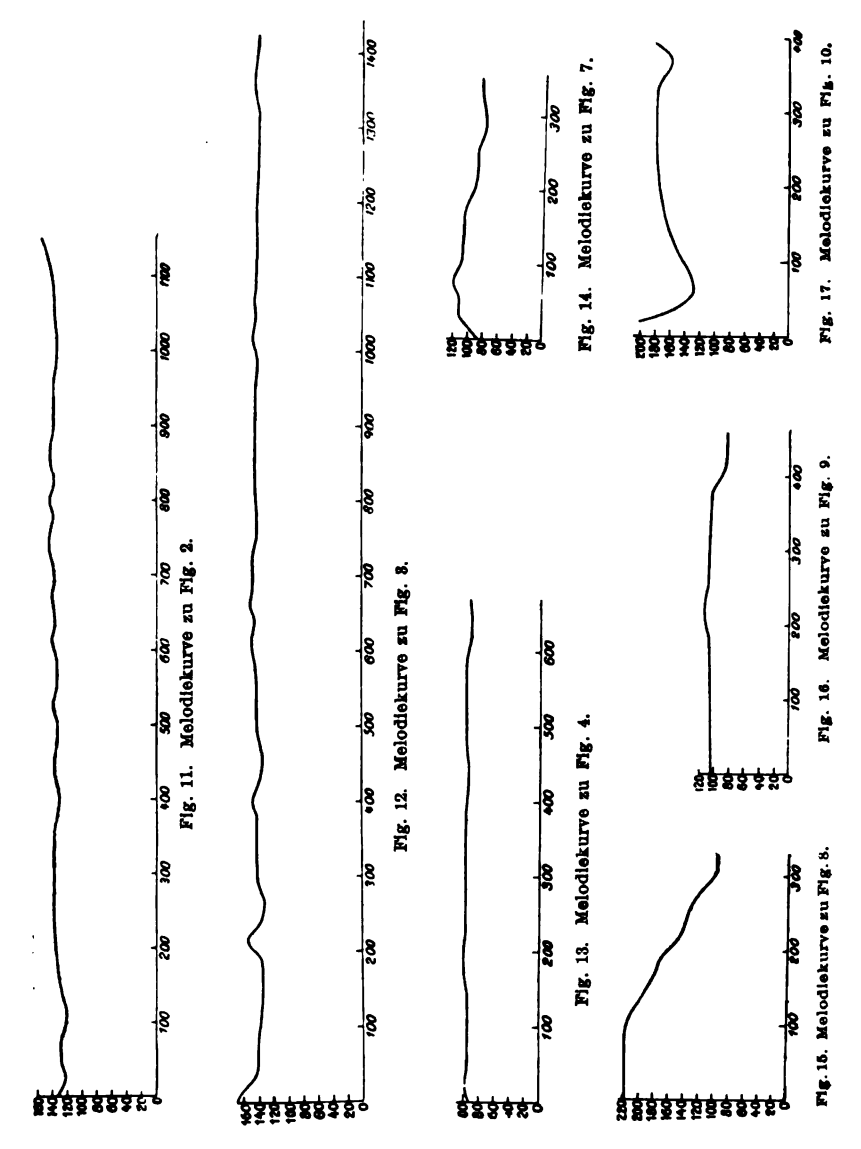


Fig. 11. Melodiekurve zu Fig. 2.

Fig. 12. Melodiekurve zu Fig. 3.

Fig. 13. Melodiekurve zu Fig. 4.

Fig. 14. Melodiekurve zu Fig. 7.

Fig. 15. Melodiekurve zu Fig. 8.

Fig. 16. Melodiekurve zu Fig. 9.

Fig. 17. Melodiekurve zu Fig. 10.

horizontal; die Wendungen am Anfang und am Schlufs werden uns weiter unten beschäftigen. Da die Personen aufgefordert wurden, einzelne Vokale hineinzusprechen, dürfen wir den Schlufs

ziehen, daſs die Melodie in einem solchen Fall schwach konvex oder geradlinig horizontal oder steigend sein kann. Dies ist wohl der Grundtypus für die Melodie des alleinstehenden Vokals im Deutschen. Andere Melodieformen kommen als Ausdrucksbewegungen vor; für das Deutsche sind sie noch nicht untersucht.[1])

Die Amplitude der Schwingungen, welche als Ausdruck der Tonstärke angesehen werden kann, erreicht sein Maximum in den gesungenen Vokalen (Fig. 2—6) kurz nach dem Anfang. Bei L. und Sch. bleibt sie im weiteren Verlauf ziemlich konstant, bei G. und Sm. fällt sie fortschreitend ab.

Die Amplitude bei den gesprochenen Vokalen verhält sich nicht ganz wie der Luftdruck. Sie steigt vom Anfang fast bis zum Schluſs; die Intensität des Tones ist also im fortwährenden Steigen begriffen. Dies bildet einen Gegensatz zu den gesungenen Vokalen, wo die gröſste Intensität sich nahe am Anfang befindet.

Bei den amerikanischen Vokalen von S. (Fig. 18—21) findet man in bezug auf groben Luftdruck und Amplitude ungefähr dieselben Verhältnisse wie bei den deutschen. Bei den gesprochenen Vokalen aber sind meistens zwei Maxima der Amplitude vorhanden; das eine liegt am Anfang, das andere gegen Ende. Der Vokal ist gewissermaſsen als ein Intensitätsdiphthong zu betrachten. Daſs viele amerikanische Vokale regelmäſsig als Intensitätsdiphthonge erscheinen, habe ich an Sprachkurven früher schon bewiesen. Es wird allgemein angenommen, daſs die englischen Vokale qualitativ in ihrem Verlauf sich ändern; wie ich bewiesen habe, gilt dies auch für viele amerikanische Vokale; das Vorhandensein einer regelmäſsigen Diphthongbildung nach Intensität ist aber unbeachtet geblieben.

Beim gesungenen Vokal (Fig. 24) finden wir das Trillern angedeutet. Bei den gesprochenen Vokalen (Fig. 25—27) ist die Melodie konvex-fallend; dies ist ein typisches Verhalten für die einzelnen Vokale. Auf die Eigentümlichkeit in Fig. 27 kommen wir alsbald zurück.

---

1) Über die Melodieformen bei Traurigkeit, Überraschung usw. im Englischen siehe meine Researches usw. (Carnegie 1906).

Die Einsätze der Vokale sind von den Phonetikern auf das peinlichste beobachtet und beschrieben worden. Gewisse Formen werden als typisch aufgestellt und gelehrt; im Deutschen z. B. soll der anlautende Vokal regelmäfsig mit einem Kehlkopfexplosivlaut anfangen. Die Beobachtungen wurden aber alle nur mit dem blofsen Ohr gemacht.

Um die Anfangsweise der Vokale zu studieren, betrachten wir zunächst die Kurve von L. (Fig. 3). An dem mit 1 bezeichneten Punkt wird durch Senkung der Linie eine kurze Luftdruckverminderung angedeutet; diese hört bei 2 auf; der Hebel kommt sofort zur Ruhe und bleibt in diesem Zustand bis 3, wo eine nochmalige kurze Druckverminderung stattfindet. Ich erkläre mir diese Eigentümlichkeiten folgendermafsen: Die Inspiration für den Vokal hatte schon vorher stattgefunden; die geringe kurze Druckverminderung bei 1 wurde durch irgendeine Einstellbewegung hervorgerufen, vielleicht durch eine plötzliche Zuckung in den Atemmuskeln oder irgendwelche Muskelbewegung im Schlund- oder Kehlkopf. Von 2 bis 3 haben wir den Kehlkopfverschlufs. Bei 3 findet eine Änderung dieses Verschlusses statt; bei 4 fangen die Stimmschwingungen an. Der gesprochene Vokal von L. (Fig. 8) fängt nach derselben Weise an.

In der Kurve von G.'s gesungenem [o] (Fig. 2) sind inspiratorische Einstellung (bei 1) und Verschlufs (bei 2) nur schwach angedeutet; etwas deutlicher kommen sie bei dem gesprochenen [o] (Fig. 7) zum Vorschein. Der Verschlufs endet plötzlich mit den Schwingungen des Stimmtons (bei 4) ohne eine Senkung oder eine Steigerung des Druckes.

Die Kurven der von Sch.'s gesungenen Vokalen zeigen ein abweichendes Verhalten. In der Registrierung für [o] (Fig. 4) sieht man die kurze inspiratorische Zuckung (oder Einstellungsstörung) bei 1. Es ist aber nachher (von 2—4) kein vollständiger Verschlufs vorhanden, sondern die Luft entweicht allmählich und die Linie steigt; endlich fangen die Schwingungen an, und die Kurve senkt sich auf einen Augenblick. Der Einsatz ist also kein Kehlkopfverschlufslaut sondern ein Kehlkopfreibelaut. In der Registrierung für [e] (Fig. 5) sieht man nach der kurzen

vorbereitenden Senkung (1 bis 2) den Verschlufs (2 bis 3) deutlich; aber das Steigen der Linie nachher (3 bis 4) beweist, dafs dieser Verschlufs mit einem Reibelaut endet. Das Steigen von 3 bis 4 ist so langsam, dafs der Laut nicht als einen Explosivlaut bezeichnet werden kann. In dem gesprochenen [a] (Fig. 9) ist nur ein Kehlkopfverschlufslaut vorhanden.

Bei Sm. (Fig. 6 und 10) finden wir auch nur Kehlkopfverschlufslaute.

Dieselben Verhältnisse finden sich in zahlreichen anderen Kurven von denselben Personen und von anderen Deutschen wieder. Wir müssen also den Kehlkopfverschlufslaut als den typischen Einsatz der deutschen Vokale ansehen; die Abweichungen kommen nur unter besonderen Verhältnissen vor, wie bei gesungenen Vokalen. Aber selbst hier habe ich niemals einen wirklichen Kehlkopfexplosivlaut beobachtet.

Wenn wir die Zeit von 1 bis 2 als »Einstellzeit« und von 2 bis 4 als »Verschlufszeit« betrachten, so haben wir folgende Werte: für die gesungenen Vokale (Fig. 2—6) 0,07, 0,20, 0,12, 0,10, 0,30; im Mittel 0,16 Sek. als Einstellzeit; 0,23, 0,22, 0,16, 0,41, 0,18, im Mittel 0,24 Sek. als Verschlufszeit; für die gesprochenen Vokale (Fig. 7—10) 0,12, 0,28, 0,11, 0,25, im Mittel 0,19 Sek. als Einstellzeit; 0,24, 0,23, 0,22, 0,24, im Mittel 0,23 Sek. als Verschlufszeit.

Bei dem Anfang mit Kehlkopfverschlufslaut werden die Stimmlippen fest aneinandergeprefst und in eine bestimmte Spannung gesetzt; der Luftdruck im Thorax steigt; in dem geeigneten Augenblick setzt die Luft die Stimmlippen in Schwingungen. Diese verschiedenen Bewegungen passen sich einander genau an; es findet keine geräuschvolle Entweichung der Luft statt; der Stimmton fängt mit der bestimmten Tonhöhe an (vgl. die Melodiekurven). Diese Anfangsweise kann man als den »festen Einsatz« bezeichnen. Bei dem Anfang mit Kehlkopfreibelaut ist der Verschlufs der Stimmlippen nicht vollständig; es entsteht ein »rauher Einsatz«.

Eine Abweichung vom Typus finden wir in dem gesprochenen [o] von Sm. (Fig. 10); die Stimme setzt zu hoch ein (Fig. 17) und

fällt mit den ersten Schwingungen ab; die Stimmlippen sind also im ersten Augenblick über das Mittelmafs gespannt; der Einsatz ist als »übermäfsig fest« zu bezeichnen. Einen vielleicht ähnlichen Fall habe ich einmal laryngoskopisch in München beobachtet, aber nicht weiter untersucht; beim Singen eines [a] wurden die Stimmlippen im ersten Augenblick so übermäfsig fest aneinandergeprefst, dafs zwei Wülste am Rand der Stimmritze deutlich erschienen.

Es kann sein, dafs verschiedene Vokaleinsätze in den verschiedenen deutschen Dialekten vorkommen. Meine Beobachtungen über etwa 20 Personen haben mich aber überzeugt, dafs die anlautenden deutschen Vokale regelmäfsig mit dem Kehlkopfverschlufslaut und nicht — wie von fast allen Phonetikern angenommen — mit einem Kehlkopfexplosivlaut anfangen.

Wenn nach dem Verschlufs die Stimmlippen momentan etwas voneinander abweichen — wie bei einem Kehlkopfexplosivlaut —, werden wir leicht an eine minder gute Kontrolle der Sprechbewegungen denken. Aber gerade die Präzision der Bewegungen und die Genauigkeit der Koordination sind die wichtigen Merkmale des festen Einsatzes.

Die Sache ist weder medizinisch noch philologisch gleichgültig. Eine Störung in Präzision und Koordination bei einem Individuum deutet auf etwas Abweichendes hin; geringere Störungen habe ich bei Aufnahmen von Greisen, gröfsere in pathologischen Fällen beobachtet. Aber besonders für die Philologie möchte ich betonen, dafs die Entwickelung einer Sprache gerade von solchen physiologischen und psychologischen Momenten abhängt; der Philologe, der den Grund zu Lautentwickelungen in den Verhältnissen der Bewegungskontrolle und ähnlichen Tatsachen sucht, wird sich kaum mit Hypothesen über die Mundverengung wegen der Kälte der Gebirgsluft und ähnlichen unter Philologen verbreiteten Annahmen aufhalten lassen.

Bei den amerikanischen Vokalen (Fig. 18—21) ist die inspiratorische Einstellung (1—2) mit einer kleinen Welle (bei 2) beendet, nach welcher der Luftdruck allmählich steigt. Plötzlich setzen die Vokalschwingungen (bei 4) ein. Die nach der inspiratorischen Einstellung auftretende kleine, abklingende Welle

erinnert an die Welle nach dem plötzlichen Loslassen des Hebels (Fig. 1). In der Tat müssen wir annehmen, daſs die inspiratorische Einstellung durch einen plötzlichen Verschluſs (bzw. Ver-

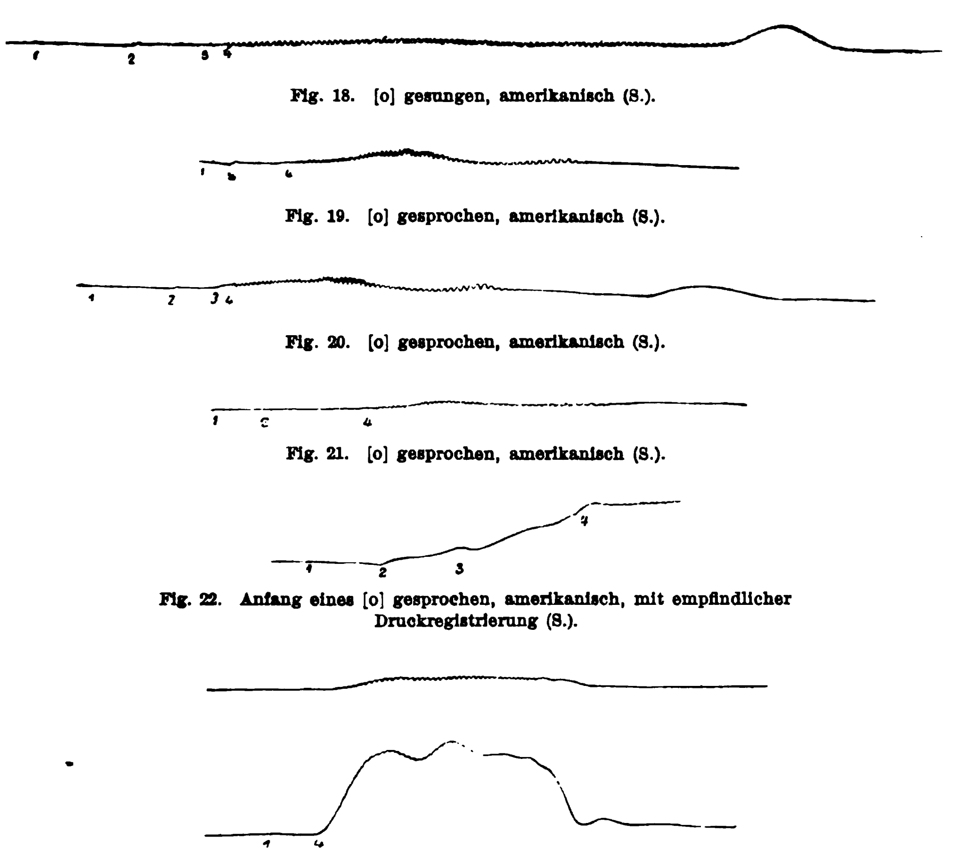


Fig. 18. [o] gesungen, amerikanisch (S.).

Fig. 19. [o] gesprochen, amerikanisch (S.).

Fig. 20. [o] gesprochen, amerikanisch (S.).

Fig. 21. [o] gesprochen, amerikanisch (S.).

Fig. 22. Anfang eines [o] gesprochen, amerikanisch, mit empfindlicher Druckregistrierung (S.).

Fig. 23. [o] gesprochen, amerikanisch, mit zweifacher Druckregistrierung (S.).

engerung) der Stimmritze beendet wird; der Vorgang ist plötzlicher als bei den deutschen Vokalen, wo die steigende Linie keine solche Welle zeigt. Der Verschluſs ist nicht vollständig, da die Drucklinie langsam steigt; es strömt also eine geringe Menge Luft heraus, welche einem Hauchlaut entspricht.

Der Hauchlaut (Fig. 18) zeigt ein paar schwache Schwingungen am Ende (von 3—4), ist also hier schwach stimmhaft. Trotz dieser Anbahnung — einem »Gleitlaut« — zum nach-

folgenden stimmhaften Laut fangen die eigentlichen Vokalschwingungen auf einmal stark an. In diesem Fall fängt der Vokal also mit einem kurzen im allgemeinen stimmlosen Hauchlaut an. In Fig. 19 ist der Hauchlaut vollständig stimmlos; in Fig. 20 steigert er sich plötzlich (3—4); in Fig. 21 ist er während seiner ganzen Dauer stimmhaft (Fig. 27). Fig. 22 ist mit einer auf den groben Luftdruck sehr empfindlichen Kapsel gewonnen; die inspiratorische Einstellung erstreckt sich von 1—2, der stimmlose Hauch von 2—3 und der stimmhafte Hauch von 3—4; der eigentliche Vokal fängt bei 4 an. Jede neue Phase fängt mit einer speziellen Änderung des groben Luftdrucks an, welche einer neuen Einstellung im Kehlkopf entspricht.

Der Mechanismus des Einsatzes ist etwa folgendermafsen zu denken: Die Stimmlippen werden genähert aber die Knorpelglottis bleibt etwas offen; es strömt also eine kleine Menge Luft heraus. Inzwischen werden die Mm. vokales gespannt. Die Knorpelglottis ist dann für den eigentlichen Vokal geschlossen; die Luft mufs nun zwischen den Stimmlippen hindurch; diese fangen also plötzlich an zu schwingen, und zwar mit der vollen Durchschnittsschwingungszahl. Wenn die Knorpelglottis in anderen Fällen etwas mehr verengt ist, wobei Luft zwischen den Stimmlippen entweichen mufs, wird der Hauchlaut etwas stimmhaft, wie beim stimmhaften [h].

Die Länge dieses »gehauchten« Einsatzes ist ziemlich konstant. Wie folgende Tabelle zeigt, beträgt er ungefähr $^1/_8$ Sek. und ist nicht von der Vokallänge wesentlich abhängig.

Länge des Einsatzes	Länge des Vokals	
0,12 Sek.	0,51 Sek.	[o] gesprochen
0,10 »	0,53 »	» »
0,09 »	0,56 »	» »
0,16 »	0,56 »	» »
0,19 »	0,67 »	» »
0,11 »	1,00 »	[o] gesungen
0,14 »	1,03 »	» »
0,14 »	1,17 »	» »

Eine andere Art Einsatz findet sich bei Vokalen von K. (Fig. 28, 29, 30); der Vokal fängt nämlich ohne vorhergehenden Hauch stark und hoch zu tönen an. Es ist keine inspiratorische Einstellung vorhanden, auch keine Spur eines Hauchlauts; die Schwingungen fangen plötzlich in fast voller Stärke und Höhe auf der Nulllinie an. Die Stimmritze mufs in einem solchen Fall vor Anfang des Expirationsdrucks vollständig und fest verschlossen sein; die Stimmlippen werden gespannt und der Expirationsdruck fängt an. In einem bestimmten Augenblick nun sind Druck und Spannung zum Tönen richtig angepafst, und der Laut beginnt. Physiologisch ist der Unterschied von dem gehauchten Einsatz eigentlich gering; hier ist die Knorpelglottis fest geschlossen, beim gehauchten Einsatz ist der Verschlufs nicht vollständig.

Beide Arten des amerikanischen Einsatzes sind meiner Meinung nach mit dem oben beschriebenen deutschen Einsatz unter den Begriff des »festen Einsatzes« zu bringen. Das Wesentliche ist hierbei, dafs die Vokalschwingungen stark und hoch einsetzen. Bei dem deutschen Einsatz fängt der Expirationsdruck etwas früher als der Glottisverschlufs an; bei der zweiten Form des amerikanischen Einsatzes (K.) hingegen ist die Glottis zuerst fest verschlossen. Ein mangelhafter Verschlufs der Knorpelglottis kann einen leisen Hauchlaut während der Verschlufszeit hervorbringen, wie bei der ersten Form (S.) des amerikanischen Einsatzes.

Es soll auch eine Art Einsatz vorkommen, wobei Expiration, Schliefsung und Spannung ungefähr gleichzeitig anfangen und fortschreiten. Einen ganz idealen »graduellen« Einsatz (Ellis), wo alle drei gleichen Schritt halten, habe ich in meinen Kurven nicht finden können. Etwas derartiges ist in Fig. 23 zu sehen; die untere Kurve ist mittels einer auf groben Luftdruck empfindlichen Kapsel, die andere mittels einer für die Stimmschwingungen besser geeigneten aufgenommen. Nach den inspiratorischen Einstellungen von 1—4 fangen Expiration und Schwingungen gleichzeitig an und steigen gleichmäfsig. Der Ton fängt aber ziemlich hoch an; die Stimmlippen sind also schon bis zu einem gewissen Grad gespannt. Wenn die von den Phonetikern festge-

haltene Ansicht — dafs die englischen Vokale mit dem »graduellen« Einsatz anfangen — sich als richtig erweisen soll, dann wäre ein Unterschied von den amerikanischen Vokalen zu konstatieren; es liegen aber über das Englische nur Beobachtungen mittels des Ohres vor, welches total unfähig ist, solche Tatsachen festzustellen.

Die Schlufsweisen des Vokals können offenbar von ganz verschiedener Art sein. Mit oder ohne Änderung des Interthorakal-

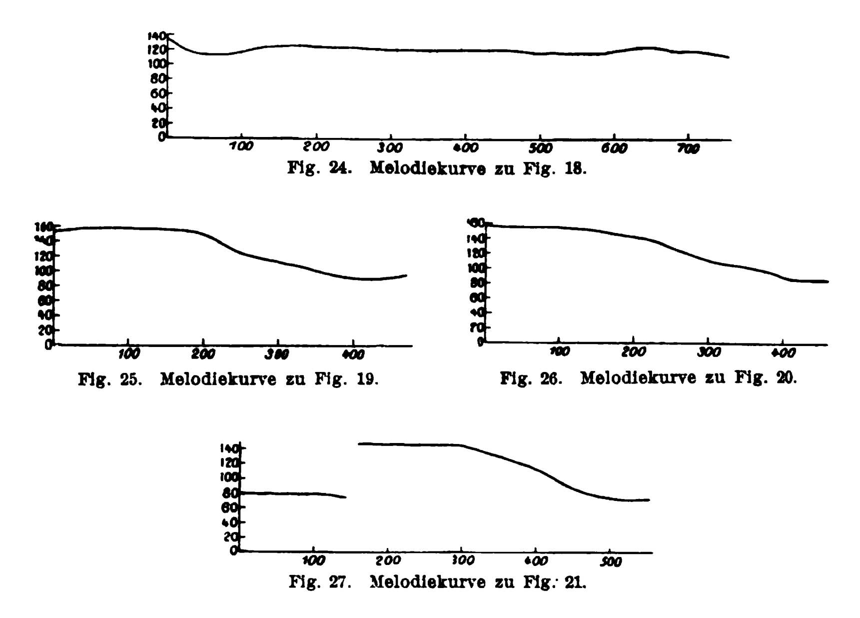


Fig. 24. Melodiekurve zu Fig. 18.

Fig. 25. Melodiekurve zu Fig. 19.

Fig. 26. Melodiekurve zu Fig. 20.

Fig. 27. Melodiekurve zu Fig. 21.

drucks können die Stimmlippen voneinander abweichen. Es entsteht ein offener Spalt, durch welchen die Luft herausströmt. Ein solcher Absatz wird als »gehaucht« bezeichnet. Dafs die Knorpelglottis sich zuerst öffnet, ist eine Möglichkeit, welche weiterer Untersuchung bedarf.

Die für die Unterhaltung der Schwingungen verwendbare Energie wird hierbei vermindert, und die Amplitude wird kleiner; der Ton ist also »ausklingend«. Die Spannung der Stimmlippen kann unverändert bleiben oder sich vermindern event. vergröfsern; der Stimmton ist also »gehalten«, »abklingend« oder »aufklingend«. Dies sind die typischen Absätze im Deutschen. Betrachten wir

zuerst das gesprochene [o] von Sm. (Fig. 10, 17). Am Ende des Vokals steigt und fällt der grobe Luftdruck ziemlich plötzlich; die Amplitüde vermindert sich stetig, sowohl während des steigenden als während des fallenden Teils; die Schwingungen erhalten sich während der ganzen Schlufszeit. Der Vorgang ist ähnlich in dem gesungenen [i] von Sm. (Fig. 6). Der Schlufs der Vokale fand offenbar statt durch plötzliche Öffnung der Stimmritze; es entstand ein Luftstofs, und die Schwingungsamplitüde verkleinert sich allmählich. Die Tonhöhe schwankte ein wenig, aber blieb im Ganzen konstant (Fig. 17). Der Absatz war also »gehaucht, ausklingend und gehalten«.

In den anderen Kurven der deutschen Vokale finden wir ähnliche Verhältnisse. Der Hauch ist nicht immer so stark wie bei Sm.; bei L. Fig. 8 ist er nur angedeutet. Bei G. Fig. 2 ist der Hauchstofs eigentlich nicht vorhanden; Luftdruck und Schwingungen verschwinden gleichzeitig ohne Steigerung; er hatte wohl zu wenig Luft am Ende des langen Vokals übrig, um den üblichen Absatz (Fig. 7) zu bilden.

Der Absatz, den wir hier nur als einen Zufall bei G. (Fig. 2) beobachten, soll in einigen Sprachen regelmäfsig vorkommen. Gelegentlich ist der Hauchstofs nicht so plötzlich, sondern zieht sich länger aus. Dieser lang gehauchte Absatz (entsprechend dem sanskritischen Visarga) kommt im Deutschen nicht selten vor.

Bei jeder Varietät aber bestehen die Stimmschwingungen während des ganzen Hauchstofses oder während des gröfsten Teils; der Absatz im Deutschen ist also »tönend gehaucht«.

Aus der Form der Wellen bei dieser Registriermethode ist höchstens ein Schlufs darüber erlaubt, ob die Schwingungen mehr sinusartig oder stofsartig sind. In einem einzelnen Fall möchte ich mir auch diesen Schlufs nicht erlauben, aber, wie E. Meyer[1]) schon bemerkt hat, findet man oft, dafs im Absatz die verwickelte Welle des Vokals sinusartig wird; wir können vielleicht annehmen, dafs im Absatz die Stimmlippen durch Auseinanderweichen oft glatte Luftwellen statt der vorhergehenden Luftstöfse hervorbringen.

1) Meyer, Stimmhaftes H. Neuere Sprachen 1900, Bd. 8 S. 261.

Die Schlufsweise des amerikanischen Vokals in Fig. 18 zeigt den Hauchstofs am Ende, aber die Schwingungen klingen früher aus als bei den deutschen Vokalen; die Tonhöhe (Fig. 24) ist kaum merklich gesunken. Diesen Fall kann man mit den schon besprochenen deutschen Absätzen zusammenfassen; die folgenden aber sind von einer anderen Art. In Fig. 19 und 21 klingen die Schwingungen nach dem zweiten Amplitüdenmaximum ziemlich schnell ab; die Tonhöhe wird festgehalten; ein Hauchstofs ist nicht vorhanden. In Fig. 20 ist dasselbe zu sehen; es kommt aber ein Luftstofs eine Fünftelsekunde nach Schlufs des Vokals.

Der Absatz in diesen Fällen entspricht offenbar dem in der Phonetik bekannten »festen« Absatz. Die noch kräftig tönende Stimme wird plötzlich zum Aufhören gebracht; es kann eventuell eine kleine Explosion kurz nachher folgen. Der Vokal endet also mit einem Kehlkopfverschlufslaut ohne oder mit Explosion.

Bei dem zweifach registrierten [o], Fig. 23, ist der plötzliche Endverschlufs in der unteren, den groben Luftdruck speziell registrierenden Linie besonders deutlich.

»Wir gebrauchen diesen Absatz z. B., wo wir zwei benachbarte, namentlich gleiche Vokale scharf voneinander trennen wollen, ferner in solchen, in ärgerlichem Affekt gesprochenen Wörtchen, wie da'! no'!, oft auch in dem zweifelnden ja'!, no'!«[1]) Als Mechanismus dieses Absatzes könnte man an eine plötzlich gesteigerte Spannung der Stimmlippen denken; das Fehlen einer Steigerung der Tonhöhe Fig. 25, 26, 27 zeigt, dafs dies nicht der Fall sein kann. Am leichtesten wäre der Absatz durch plötzlichen Verschlufs der Stimmritze — also Zusammendrücken der Stimmlippen — zu erklären. Der Mechanismus dazu fehlt aber; durch feste Zusammenlegung der Processus vocales der Aryknorpel kann man nur die Enden der Stimmlippen zusammenbringen; wie die Mm. thyreo-arytenoidei externi dazu beitragen sollen, ist nicht leicht einzusehen.

Die Vokale von K. (Fig. 28, 29, 30) zeigen ein anderes Verhalten. Der grobe Luftdruck und die Amplitüde verringern sich allmählich; auch die Tonhöhe sinkt etwas. Bei diesem

1) Sievers, Grundzüge der Phonetik, 5. Aufl., S. 154. Leipzig 1901.

»graduellen« Absatz hört der Hauch allmählich auf, wobei der Ton ausklingt.

Von K. (Amerikaner) wurden oft Kurven von der in Fig. 28 gezeigten Art registriert. Die ersten drei Schwingungen des Vokals sind regelmäfsig, darnach bekommt jede zweite Schwingung eine Verstärkung; es mufs also irgendein periodischer

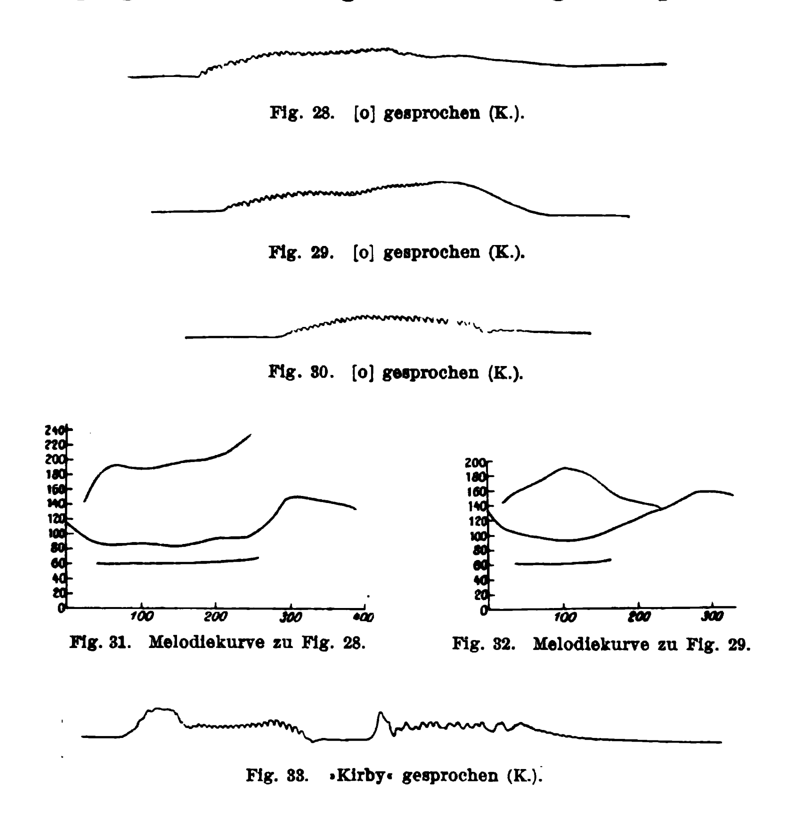


Fig. 28. [o] gesprochen (K.).

Fig. 29. [o] gesprochen (K.).

Fig. 30. [o] gesprochen (K.).

Fig. 31. Melodiekurve zu Fig. 28.

Fig. 32. Melodiekurve zu Fig. 29.

Fig. 33. »Kirby« gesprochen (K.).

Vorgang mit der halben Schwingungszahl hier mitspielen. In der Tat, nachdem man darauf aufmerksam gemacht wird, hört man gewöhnlich bei K. nicht nur den eigentlichen Stimmton, sondern auch einen viel tieferen, etwas knarrenden Ton. In den Kurven von K. finden sich nicht selten auch Vokale, welche nichts von diesen langsamen Schwingungen zeigen; aber viel öfter erscheinen sie an irgendeiner Stelle — besonders am Anfang — des Vokals.

Für das Ohr müssen Schwingungen von der in Fig. 28, 29 registrierten Art drei Töne erzeugen: einen niedrigen mit der Schwingungszahl des Knarrens und zwei höhere mit den Schwingungszahlen der ungleichen Teile (Fig. 31, 32). Während das Knarren in Fig. 29 sich dem Ende nähert, werden die zwei Teile immer mehr ähnlich und nach Aufhören des Knarrens ganz gleich; die Töne nähern sich also und vereinigen sich schliefslich zu einem Stimmenton.

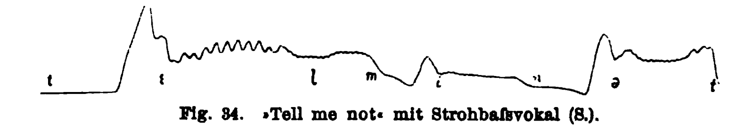


Fig. 34. »Tell me not« mit Strohbafsvokal (S.).

Fig. 35. Kehlkopf »r« (S.).

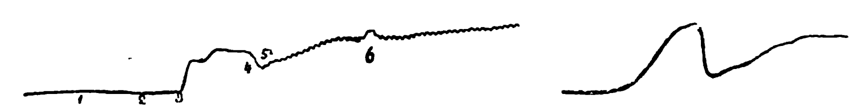


Fig. 36. Amerikanischer Hauchlaut und Vokal (S.).

Fig. 37. Deutscher Hauchlaut und Vokal (A.).

Einen sehr interessanten Fall bietet die Kurve des Wortes »Kirby« in Fig. 33. Die Abbildung fängt mitten in der geraden Linie für den Verschlufs des [k] an; darnach folgt die etwas langsame Explosion, welche merkwürdigerweise hier stimmhaft ist. Hierauf folgen die Schwingungen für [ə], welche keine Spur eines Rollens oder Knarrens zeigen, obwohl man ein solches Rollen als Spur des verschwundenen [r] erwarten dürfte. Während des Verschlusses des [b] sind schwache Schwingungen vorhanden; die Explosion bei [b] ist plötzlicher wie bei [k]. Für den Vokal [ɪ] am Ende des Wortes sind blofse unregelmäfsige Schlotterbewegungen fast während der ganzen Dauer vorhanden; nur am Schlufs ist ein eigentlicher Stimmton vorhanden.

Das Knarren und das Schlottern sind nicht mit der »Strohbafs«-Stimme identisch. Bei K. hört man deutlich wenigstens zwei Töne: einen stärkeren, höheren Stimmton und einen leiseren tiefen

rauhen Begleitton. Beim Strohbafs ist ein einziger tiefer rauher Ton vorhanden. Solche Strohbafsvokale kommen in meiner eigenen Sprache gelegentlich unwillkürlich — und meistens unbemerkt — vor. Die Kurve in Fig. 34 ist die Registrierung von »Tell me not« aus einem Gedicht. Die gerade Linie am Anfang entspricht dem Verschlufs des [t]; darnach folgt die Explosion des [t] mit einigen Vokalschwingungen auf der Linie des fallenden Hebels. Der Vokal zeigt regelmäfsige tiefe Schwingungen, so tief, wie ich sie nur mittels Strohbafs hervorbringen kann. Nachher folgen die kurzen kleinen Schwingungen von [l], die noch schwächeren von [m], die Explosion von [m], die Schwingungen von [i] und die sehr schwachen Schwingungen von [n], welches mit einer starken Explosion endet; nachher kommen die Schwingungen von [ə], welche mit dem Verschlufslaut [t] enden[1]).

Zu bemerken ist, dafs der eigentliche Stimmton des Vokals nicht der Strohbafston war. Wie andere Aufnahmen zeigen, ist die Tonhöhe des Vokals in »Tell« gewöhnlich nicht sehr verschieden von derjenigen in »me«. In den Fällen von der in Fig. 34 gezeigten Art kommt der intendierte Ton wegen einer Störung des Schwingungsmechanismus im Kehlkopf nicht zustande.

Solche Knarrvokale und Strohbafsvokale habe ich mehr oder minder ausgeprägt bei jedem der drei an dieser Untersuchung beteiligten Amerikaner gefunden; unter den 21 untersuchten Deutschen war kein Fall vorhanden.

Aus ihrer Regelmäfsigkeit erkennt man, dafs die Knarrstimme und die Strohbafsstimme nicht von unregelmäfsigen Schlotter-

1) Es könnte vielleicht auffallen, dafs [m] und [n] hier als Explosivlaute erscheinen; das kommt aber oft vor. »Explosivlaut« ist nicht mit »Verschlufslaut« identisch; es können ebensowohl Reibelaute, Nasallaute, ja sogar Vokale mit Explosion wie Verschlufslaute ohne Explosion schliefsen; es kommt alles auf das Verhältnis zwischen Mundhemmung und Thorakaldruck an. Die Explosion des [n] ist hier fast so stark wie die des [t]. Jemand, der nicht mit Sprachregistrierungen gearbeitet hat, wird kaum begreifen können, wie ungenügend oder falsch unsere aus der von der Typographie beherrschten Phonetik herrührenden Anschauungen über die Sprachlaute sind.

bewegungen herrühren; der Schwingungsmechanismus mufs in einer ganz bestimmten Weise eingestellt sein. Vorläufig lassen sich über den Mechanismus nur Vermutungen aussprechen. Vielleicht sind die Aryknorpel so eingestellt, dafs sie mitsamt den Stimmlippen im langsamen Tempo schwingen, während die Stimmlippen selbst schnellere Schwingungen ausführen. Weder von der falschen Hypothese, dafs die Stimmlippen wie Saiten schwingen, noch von der Kompressions- und Biegungstheorie läfst sich gegen diese Annahme etwas einwenden.

Einen wirklichen Schlotterlaut im Kehlkopf kann ich nach Belieben hervorbringen. Der Laut aber mufs immer einen Vokalklang besitzen; da ja der Mund immer irgendwie eingestellt ist. Wie in Fig. 35 ersichtlich, kann ich den Schlotterlaut nicht sehr lang anhalten, sondern er fällt immer hin und wieder aus und läfst die eigentlichen Stimmschwingungen zum Vorschein kommen. Dieser Laut ist das »Kehlkopf-r«.

Sievers beschreibt das »Kehlkopf-r« als ein Stück intermittierender Stimme[1]). Dies ist nicht richtig. Wir hätten dann die Kurve eines intermittierenden Tones; nämlich nach einer Strecke mit Schwingungen müfste eine gerade Strecke folgen, dann eine Schwingungsstrecke, dann eine gerade Strecke usw. Der Eindruck auf das Ohr wäre dem eines schwebenden Tones ähnlich. Bei dem »Kehlkopf-r« ist für das Ohr das tiefe Rasseln das deutliche; der Stimmton ist nebensächlich. In der Kurve (Fig. 35) ist das starke Rasseln sehr schön zu sehen; die Strecken ohne Rasseln zeigen die kleinen Stimmenschwingungen.

Nach Brücke[2]) sollen die Stimmlippen beim »Kehlkopf-r« in einzelnen Stöfsen zittern. Die Figuren zeigen, dafs die Stimmlippen richtig gespannt sein müssen, da der Ton in jedem Augenblick einsetzen kann. Das Schlottern kann aber zustande kommen, wenn die Stützpunkte der Stimmlippen nicht genügend fest sind, sondern hin und wieder ins Wanken geraten. Dies könnte ganz gut durch Lockerung der Aryknorpeln im Cricoarytenoidalgelenk

---

1) Sievers, Grundz. d. Phonetik, 5. Aufl., S. 121. Leipzig 1901.

2) Brücke, Grundzüge der Physiologie und Systematik der Sprachlaute, S. 13. Wien 1876.

geschehen. Die Stimmlippen sind also richtig gespannt, aber die Spannung in den Muskeln, welche die Aryknorpeln festhalten, wird so weit nachgelassen, dafs die Knorpeln selbst vibrieren. Eine gewisse Periodizität in den Schlotterbewegungen ist nicht zu verkennen; sie schwanken meistens zwischen 0,02 Sek. und 0,05 Sek. (Schwingungszahl 50—20).

Wie aus den Kurven ersichtlich, ist dieses »Kehlkopf-r« nicht identisch mit den soeben besprochenen Vokalarten mit Knarrstimme und Strohbafsstimme.

Besondere Aufmerksamkeit beansprucht die Verbindung von Hauchlaut und Vokal. Wir haben oben gesehen, dafs der Anfang des amerikanischen Vokals regelmäfsig leise gehaucht (stimmlos oder stimmhaft) sein kann. In solchen Fällen bemerkt man überhaupt nichts von dem Hauchlaut. Wenn man nun den Vokal mit einem leisen Hauchlaut einsetzt, bekommt man Kurven wie die in Fig. 36 reproduzierte. Nach der inspiratorischen Einstellung (1—2) folgt eine Verschlufszeit (2—3). Es entsteht dann ein Hauch, welcher bei 4 etwas nachläfst. Schon bei 4 fangen die Stimmlippenschwingungen an. Der Vokal zeigt den gewöhnlichen Verlauf von 5 an. (Ein plötzlicher Ruck wie bei 6 kommt nicht selten in meinen Vokalen bald nach dem Anfang vor.) Wie das »jerk-h« (Ellis) setzt das [h] hier mit voller Stärke ein; der Druck wird aber nicht schwächer, sondern bleibt fast konstant bis zum Übergang in den Vokal. Auch wenn ich das [h] deutlicher ausspreche, bekomme ich Kurven von demselben Typus. Meyer hat für das Englische ein crescendo-diminuendo [h] konstatiert, was eigentlich meinem [h] nicht entspricht.

Bei dem anlautenden deutschen [h] (Fig. 37) von A. (Oberbayer) steigt der Hauch und fällt dann, ehe die Vokalschwingungen einsetzen. Ein ähnliches crescendo-diminuendo [h] hat Meyer bei einem Engländer beobachtet.[1]) Das einfache crescendo [h] von Meyer selbst[2]) habe ich in meinen Registrierungen nicht gefunden.

---

1) Meyer, wie oben, IIIa der Kurventafel.

2) Ebenda, IIa.

Oben haben wir bemerkt, dafs der Hauchlaut am Anfang eines Vokals stimmhaft sein kann. Solche stimmhafte Hauchlaute kommen regelmäfsig auch zwischen zwei Vokalen vor.

In Fig. 38 ist das Wort »oho« zweimal nacheinander von G. ausgesprochen worden. Im ersten Fall ist die inspiratorische Einstellung für den anlautenden Vokal ohne Schwierigkeit von 1—2 zu erkennen, danach folgt der Kehlkopfverschlufs (2—4). Der grobe Luftdruck steigt und fällt für den Vokal [o], ähnlich wie beim gesprochenen [o] (Fig. 7); er ist aber viel stärker. Plötzlich steigt der Druck von 5—6 bedeutend, bleibt

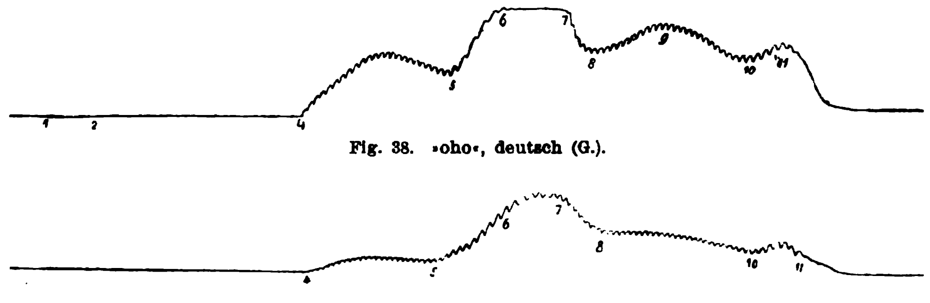


Fig. 38. »oho«, deutsch (G.).

Fig. 39. »oho«, deutsch (G.).

dann konstant bis 7 und fällt nachher wieder plötzlich. Dann kommt wieder ein Vokal mit Druckschwankungen. Der Mittellaut ist [h]. Die Stimme tönt während des steigenden Druckes in unverminderter Stärke fort, klingt aber während des konstanten Druckes ab; sie setzt sofort wieder ein, wenn der Druck nachläfst. Die Drucksteigerung (5—6) deutet das Einsetzen eines Hauchlautes an, welcher von 6—7 konstant erhalten wird; bei 7 hört er plötzlich auf. Der Anfang des Hauchlautes ist also stark stimmhaft, aber die Stimme klingt nachher schnell ab. Der erste Teil des [h] ist also stimmhaft, der zweite stimmlos. Die Tonhöhe (Fig. 42) fängt etwa bei 130 an, wie in dem gesungenen [o] von derselben Person (Fig. 11). Sie sinkt aber während des Vokals (4—5), statt wie dort konstant zu bleiben, während der Luftdruck und die Amplitude sich stark vergröfsern; dies deutet auf eine allmähliche Entspannung der Stimmlippen bei Steigerung des Interthorakaldrucks. Die Entspannung wird

von 5–6 noch stärker, indem der Hauchlaut einsetzt. Nach 6 klingt die Stimme aus und ab. Wenn die Stimme wieder bei 7 einsetzt, ist der Ton wieder hoch; die Stimmbandspannung, welche eben geringer geworden war, hat sich plötzlich gesteigert. Die Melodie des auslautenden Vokals zeigt keine Besonderheiten.

Das zweite [oho] (Fig. 39) ist nicht so stark. Anlautender und auslautender Vokal sind wie vorher, nur schwächer. Der Mittellaut ist wieder ein starkes [h], aber während seiner ganzen Dauer tönt die Stimme — und zwar noch stärker

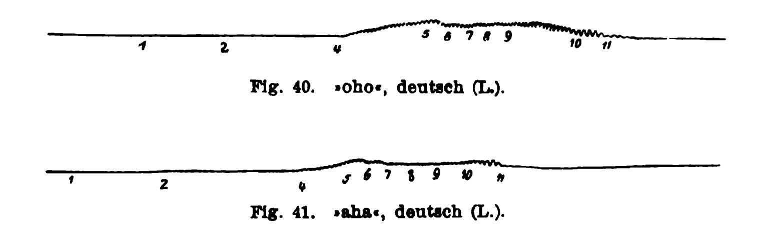


Fig. 40. »oho«, deutsch (L.).

Fig. 41. »aha«, deutsch (L.).

wie in den Vokalen — ununterbrochen fort. Dieses [h] ist vollkommen, ja übermäſsig stimmhaft.

Die Melodie (Fig. 43) des anlautenden Vokals ist wie im vorigen Fall. Beim Übergang in den Hauchlaut — nach 5 — sinkt die Tonhöhe immer noch. Zwischen 6 und 7 sehen wir in diesem Fall die Steigerung auf einen hohen Ton allmählich ausgeführt.

Die Kurven für »oho« und »aha« von L. (Fig. 40, 41) zeigen beide vollkommen stimmhaftes [h]. Luftdruck und Amplitude (Tonstärke) sind aber in beiden Fällen beim [h] schwächer wie bei den Vokalen.

Das Senken der Tonhöhe vor Beginn des Hauchlautes und das Steigen während desselben kommen in den Melodiekurven (Fig. 44, 45) deutlich zum Ausdruck. Eigentümlich ist das gleichzeitige Tremolieren und Trillern während des [h] im ersten Fall (6—9 in Fig. 40, 44); ein schwaches Tremolieren ist auch im [h] in Fig. 41 zu erkennen. Man kann daran denken, daſs das in den gesungenen Vokalen erscheinende kurze Tremolieren bei L. (Fig. 3) durch denselben Mechanismus entstehe wie das [h] hier.

In den Kurven für »oho« auf Deutsch, Englisch und Japanisch habe ich immer ein stimmhaftes [h] gefunden; bei »aha« aber oft ein stimmloses. Dafs der Laut stimmhaft war, bemerkte keiner der Versuchspersonen; selbst ein geschulter Beobachter wie der Philolog Prof. Paul lieferte meistens ein stimmhaftes [h] ohne eine Ahnung davon zu haben.

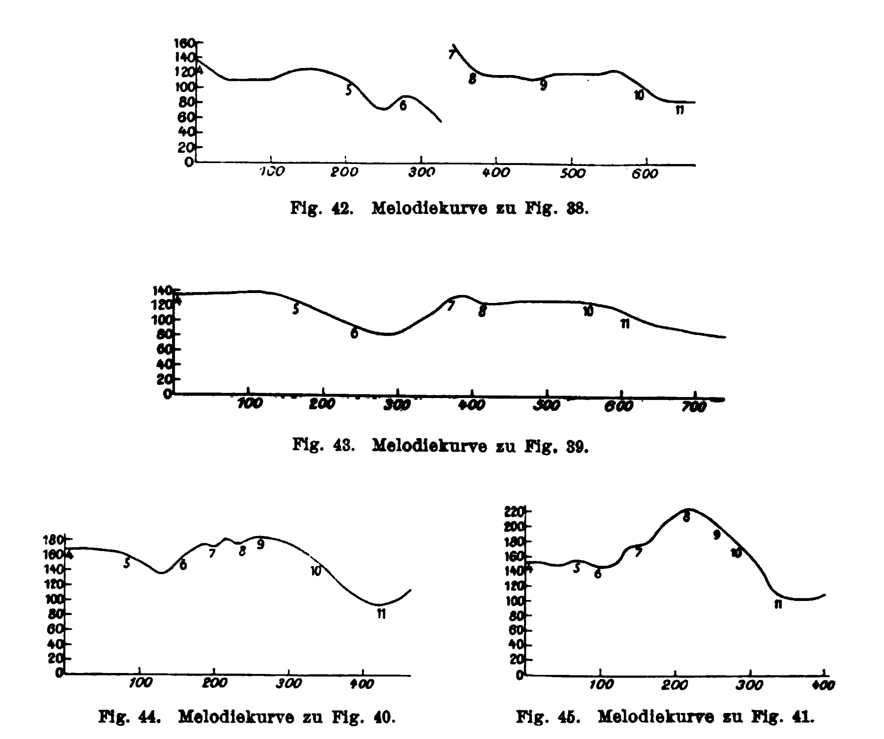


Fig. 42. Melodiekurve zu Fig. 38.

Fig. 43. Melodiekurve zu Fig. 39.

Fig. 44. Melodiekurve zu Fig. 40.

Fig. 45. Melodiekurve zu Fig. 41.

Aus Beobachtungen mit dem Ohr und aus Anschauungen a priori behaupteten die altindischen Phonetiker die Stimmhaftigkeit des [h]. Aus denselben Gründen aber entgegnet Whitney in seiner Ausgabe eines Sanskrittextes, dafs ein stimmhaftes [h] physikalisch unmöglich sei. Schon Czermak[1]) aber hat ein

1) Czermak, Über den Spiritus asper und lenis etc. Sitzungsbericht d. k. Akad. d. Wiss., Wien, math.-naturw. Kl. 1866, LII (2), S. 630; Gesammelte Schriften, Bd. 1 S. 756. Leipzig 1879.

stimmhaftes [h] laryngoskopisch beobachtet. Der erste experimentelle Beweis wurde von E. Meyer geliefert.[1]) Nach ihm ist das [h] stimmhaft zwischen Vokalen im Deutschen, Schwedischen, Englischen und Ungarischen; nach Pipping[2]) auch im Finnischen. Nach meinen Beobachtungen[3]) ist er gewöhnlich, aber nicht immer stimmhaft zwischen Vokalen im Deutschen, Amerikanischen, Spanischen und Japanischen. Der Mechanismus des stimmhaften [h] ist schon von Czermak beschrieben worden. Die Knorpelglottis ist offen, während die Muskelglottis geschlossen bleibt. Meyer hat dasselbe beobachtet.

Da der Mund beim stimmhaften [h] irgendeine Einstellung einnehmen mufs, so mufs ein vokalähnlicher Laut entstehen. Um die Natur des Vokallautes zu bestimmen, müssen wir die Luftschwingungen aufzeichnen — also Vokalkurven bekommen. Wie oben (S. 5) erklärt, sind die Wellen bei der hier angewandten Methode keine Vokalkurven; sie geben die Tonhöhe des Stimmtones genau richtig an, aber erlauben absolut keine Schlüsse über die eigentlichen Vokaltöne. Mittels einer im II. Teile zu beschreibenden Methode habe ich genaue Vokalkurven erhalten, und dabei zwei Fälle von intervokalischem [h] erhalten; die Wellenform während des [h] war in diesen Fällen ungefähr dieselbe wie im vorangegangenen Vokal. Das stimmhafte [h] hatte also hier einen bestimmten Vokalklang.

1) Meyer, Das stimmhafte H. Neuere Sprachen 1900, Bd. 8 S. 261.

2) Pipping, Zur Phonetik der finnländischen Sprache. Mém. de la Soc. finno-ongrienne, XIV, Helsingfors 1899.

3) Elements of Experimental Phonetics, p. 276. New York 1902.

II. Untersuchungen mittels Vokalkurven.

Als Vokalkurve wollen wir eine Kurve bezeichnen, welche die Bewegung eines Partikels der Luft kurz vor dem Mund des Sprechenden darstellt. Solche Kurven sind durch geeignete Registriermethoden zu gewinnen. Vorläufig können wirklich genaue Kurven nur mittels Apparaten erhalten werden, deren Leistungsfähigkeit durch Wiedergabe der Laute beurteilt werden kann. Die Schreibkapseln liefern keine Vokalkurven (S. 234), und die Phonautographen nur minderwertige Kurven; das Verhältnis zwischen den Kurven der manometrischen Flammen und den Luftschwingungen ist noch unerforscht.

Meine Untersuchungen über Vokalkurven sind hauptsächlich mittels Grammophonaufnahmen ausgeführt worden. Die zu untersuchenden Laute werden im Grammophonrecorder gesprochen. Die durch das Aufnahmerohr ankommenden Schallwellen setzen ein Glasdiaphragma in Schwingungen. Diese werden mittels eines gespitzten Hebels als eine Linie auf einer bewegten Fläche eingekratzt. Diese Fläche ist gewöhnlich die Oberfläche einer rotierenden Wachsscheibe. Die Schallwellen werden also als eine Wellenlinie auf dieser Oberfläche registriert. Von der Wachsscheibe wird auf galvanoplastischem Wege eine Metallmatrize gemacht. Diese Matrize wird unter hohem hydraulischen Druck und Hitze in eine aus Asbest und Schellack bestehende Masse eingepreſst; die Wellenlinie erscheint also auf der Oberfläche dieser Masse. Auf diese Weise werden die bekannten schwarzen Grammophonplatten hergestellt. Um den Schall zu reproduzieren, läſst man die Spitze eines dem Rekorder ganz ähnlich gebauten Reproduktеurs in der Wellenlinie der schwarzen Platte laufen. Die Spitze folgt den Bewegungen der Linie und überträgt so die Wellenbewegung auf die Membrane des Reproduktеurs; diese setzt die Luft in Schwingungen und erzeugt also mehr oder minder genau den ursprünglichen Schall wieder.

Es kommt alles darauf an, die ursprünglichen Schallwellen genau zu registrieren. Dazu sind nicht nur besonders genaue Apparate erforderlich, sondern auch ein geübter Sachverständiger. Auf Einzelheiten einzugehen, würde zu weit führen. Ich bemerke nur, dafs — wie ich bewiesen habe[1]) — der Rekorder um so besser arbeitet, desto ähnlicher die Bewegung der Membrane derjenigen eines Kolbens in einem Zylinder ist; alle Teilschwingungen mit Knotenlinien (Chladni-Figuren) sind zu vermeiden. Bei jeder Phase der Registrierung und der Reproduktion — Aufnahmerohr, Membrane, Hebel, Spitze, Matrize, fertige Platte, Reprodukteur usw. — sind Fehlerquellen vorhanden. Ein Urteil über die Gröfse dieser Fehlerquellen — also über die Genauigkeit der Registrierung und Reproduktion — wird gewonnen, wenn man den wiedergegebenen Schall mit dem ursprünglichen vergleicht. Bei wirklich guten Aufnahmen bleibt wenig zu wünschen übrig; bei einigen für meine Untersuchungen gemachten Aufnahmen sind die vom Grammophon wiedergegebenen Laute nur durch ihre Schwäche von den wirklich gesprochenen zu unterscheiden.

Die Wachsaufnahmescheibe wird etwa 70 mal pro Minute rotiert. Die Schallwellen sind sehr lang ausgezogen und sehr flach. Die Nadel des Reprodukteurs kann den Ausbiegungen solcher Kurven ohne Schwierigkeit folgen und so den Schall richtig wiedergeben. Durch das Auge aber sind die Einzelheiten solcher flacher Kurven nicht zu erkennen; an ein direktes Studium mittels Mikroskop ist also nicht zu denken.

Man könnte die Geschwindigkeit der Wachsscheibe vermindern, um direkt ablesbare Kurven zu bekommen; die Reproduktion würde aber leiden.

Um die Kurven auf der Grammophonplatte zu studieren, kann man sie vergröfsert abschreiben. Mein Apparat dazu ist in den Carnegie Researches, Ch. II, ausführlich beschrieben und abgebildet.[2])

1) Researches in Experimental Phonetics, Ch. I, Carnegie Inst., 1906.

2) Aufserdem in Studies from the Yale Psychological Laboratory 1902, X, p. 49; Elements of Experimental Phonetics, Ch. IV, New York 1902: Century Magazine 1902, May, p. 148; Annal. d. Naturphilos. 1904, IV, p. 28; Prometheus 1905, XVII, p. 1.

Die Kurve auf der Platte wird in 100—300 facher vertikaler und in beliebiger horizontaler Vergröſserung unter peinlichster Genauigkeitskontrolle auf bis 50 m langen beruſsten Papierstreifen abgeschrieben. Die Registrierungen werden nachher in kleine Teile zerschnitten und auf Pappe aufgezogen; auf diese Weise bekommt man Platten wie Tafel I und II.

Mittels dieses Apparates wurde eine ganze Reihe von Aufnahmen abgeschrieben, hauptsächlich in dem Psychologischen Laboratorium von Yale University.

Die sehr zeitraubende und kostspielige Ausarbeitung der Resultate wurde im Auftrag der Carnegie Institution aufgenommen und während dreier Jahre in München, Berlin und Zürich ausgeführt. Die ersten Resultate — von allgemeinerer Natur — erscheinen nächstens in den Publikationen der Carnegie Institution; die Ergebnisse, speziell für die englische (d. h. hier amerikanische) Sprache, werden ebenfalls bald erscheinen. Hier sei berichtet über zwei Tafeln aus Abschreibungen von deutschen Aufnahmen; sie sind die ersten Kurven dieser Art, welche für das gesprochene Deutsch veröffentlicht worden sind.

Tafel I ist die erste einer Serie, welche nach einigen einleitenden gesprochenen Worten ein von einem Deutschen, Alfred Doria, mit Baſsstimme gesungenes Lied wiedergibt.

Auf der Tafel stehen die gesprochenen Worte »Mit deinen blauen Augen, vorgetragen von Herrn —«.

Die vertikale Vergröſserung durch den Abschreibhebel ist in diesem Fall nicht sehr groſs, 153 mal; die dadurch erhaltenen Kurven sind für das Studium der Vokale gut geeignet, aber die Konsonanten erscheinen nicht. Die in den Tafeln reproduzierten Kurven sind also alle Vokalkurven. Um Platz zu ersparen, sind alle Pausen und auch viele den Konsonanten entsprechenden Stellen ausgeschnitten worden; in jedem Fall ist die Länge der ausgeschnittenen Strecke auf der Tafel in Millimeter angegeben worden.

In Zeile 1 (Tafel I) finden wir schwache Schwingungen für den kurzen Vokal [ɪ] in »mit«. Der Diphthong [aɛ] in »deinem« fängt in Zeile 2 an. Die Methoden für das Studium der Vokalkurven können wir an diesem Diphthong bequem erläutern.

Wir bemerken, dafs die Wellen in [aε] gruppiert erscheinen. Jede Gruppe zeigt in den kleinen Wellen eine gewisse Ähnlichkeit mit ihren Nachbarn. Die Gruppen werden allmählich etwas kürzer aber sie sind ungefähr 10 mm lang, was mit der Zeitgleichung für diese Tafeln 1 mm = 0,0007 Sek. eine Periode von 0,0070 Sek. und eine Schwingungszahl von 143 ergibt. Aus dieser Gruppierung der kleinen Wellen und aus der Tonhöhe kann man sofort schliefsen, dafs jede Gruppe einer Schwingung von den Stimmlippen entspricht. Ein Vergleich mit anderen Kurven der Tafel zeigt, dafs die Gruppenlänge nicht sehr weit von diesem Beispiel sich entfernt; dafs sie alle also der Höhe der mit einer Männerstimme gesprochenen Worte entsprechen. Die kleineren Wellen innerhalb der Gruppen zeigen aber grofse Verschiedenheiten; sie sind also für die verschiedenen Vokale charakteristisch. Es ergeben sich also sofort zwei Merkmale: Wellenlänge und Wellenform, womit wir den Vokal studieren können.

Die erste Welle in [aε] ist so schwach, dafs ihre Einzelheiten nicht zu erkennen sind; die zweite ist stärker, die dritte noch stärker usw. Wir finden also, dafs der Vokal sein Maximum der Intensität kurz nach dem Anfang erreicht, um nachher allmählich schwächer zu werden. Ähnliche Verhältnisse kommen im Vokal [o] »vọr-«, Z. 13 und in den meisten Vokalen dieser Aufnahme zum Vorschein; aber in anderen Fällen, wie [aʊ] Z. 9, liegt das Maximum in der Mitte oder gegen Ende.

Die Form der Wellengruppe ändert sich allmählich von Anfang an. Da die Form dem Vokalklang entspricht, mufs der Vokallaut von Anfang an seinen Klang geändert haben. In den von mir gesammelten Kurven, welche mehrere Tausende amerikanischer und etwa ein Hundert deutscher Vokale umfassen, habe ich nie das Gegenteil beobachtet. Dafs die Vokalstellung und daher der Vokalklang keinen Augenblick konstant bleibt, sondern jedesmal sich bedeutend ändern mufs, ist physiologisch ganz selbstverständlich. Wenn man z. B. zwischen [d] und [n] ein [aε] aussprechen will, wäre es denkbar, dafs die Vokalorgane plötzlich von einer [d]-Stellung in eine [a]-Stellung, dann mehr oder minder plötzlich in eine [ε]-Stellung und endlich in eine [n]-Stellung übergingen.

Wellengruppe immer noch die [l]-Form von Z. 5, aber die [a]-Form ist schon schwach angedeutet; diese Änderung wird in jeder folgenden Gruppe stärker; bei etwa der sechsten Gruppe ist eine volle Verschiedenheit zu konstatieren. Hier sehen wir beim Übergang von [l] zu [a] genau dasselbe, was wir oben beim Übergang vom ersten zum zweiten Teil des [aε] beobachtet haben.

Die Wellen ändern sich allmählich aber stetig durch Z. 6 und 7, bis sie gegen Ende von Z. 8 ganz schwach abklingen. (Die groben Schwankungen in der zweiten Hälfte von Z. 6 rühren von einer Erschütterung des Aufnahmeapparats her.) Wir wissen, dafs zwischen [b] und [n] etwas vorkommt, das wir mit dem Buchstaben »laue« [laʊe] oder [laʊε] bezeichnen. Die Kurve beweist aber, dafs es nicht eine Reihe von Lauten mit Gleitlauten war, sondern ein stetiger Lautvorgang, innerhalb welchem keine Einzellaute abzugrenzen sind.

Das [aʊ] »Augen« fängt in Z. 9 ganz schwach an und wird allmählich stärker; die letzte Hälfte ist die stärkere; es ist also ein steigender Diphthong. Einige Wellengruppen sind mit einzelnen Formen in Z. 2 vergleichbar, aber die erste Hälfte kann kaum derselbe Laut wie in der ersten Hälfte von [aε] sein.

Der Übergang zu [g] in der zweiten Hälfte von Z. 10 geschieht in etwa fünf Wellen. Der schwache Vokal [ε] oder [ə] in Z. 11 geht allmählich in [n] Z. 12 über. Darnach folgt eine weggelassene gerade Linie von 251 mm Länge. Diese entspricht einer kurzen Pause und das [f] in »vor«.

Z. 13 enthält den Vokal [o], welcher stark anfängt, um dann allmählich schwächer zu werden (die gröfsere Schwankung am Ende der Zeile rührt von einem Defekt in der Aufnahme her). AmAnfang von Z. 14 geht der Vokal in [r] über. Diese Methode ist nicht geeignet, die Luftdruckänderungen bei [r] zu zeigen; seine Kurve läfst sich gelegentlich von einer Vokalkurve durch Unregelmäfsigkeiten in der Melodiekurve unterscheiden. In Z. 14 sind die einzelnen Laute voneinander überhaupt nicht abzugrenzen; das [r] geht in [g] über und dieses wieder in [ε]. In Z. 15 verschwinden die [ε]-Wellen vor dem Verschlufslaut [t]. Die 170 mm (= 0,11 Sek.) lange weggelassene gerade Linie

entspricht den Lauten [t] und [r]. Dann kommen die Wellen für das [a]. Das [a] verschwindet vor dem [g] in der Mitte von Z. 16. In Z. 17 finden sich die Wellen für das schwache, dem [g] nachfolgenden [n]; es war nämlich »tragn« nicht [tragεn] oder [tragən] gesprochen.

Die 210 mm (= 0,14 Sek.) weggelassene gerade Linie entspricht dem [f] in »von«. Der Vokal [o] fängt in Z. 17 an, und geht in der Mitte von Z. 18 in [n] über. Dem [n] folgt in Z. 19 ein 105 mm (= 0,07 Sek.) langes [h]. Die Wellen für [ε] werden im letzten Viertel von Z. 19 von den [r]-Wellen gefolgt. In Z. 20 geht das [r] in [ə] über; die Zeile schliefst mitten im [n].

Der zweite Vokal in »Herrn« Z. 20 bietet nichts Abnormes. Er ist ein nasalierter Vokal, welcher den ersten Teil eines »n« darstellt.

Nunmehr fragen wir nach den Wellen der typischen Vokale. Aus den gesprochenen Worten kann man durch das Ohr keine bestimmten Aufschlüsse bekommen. Nach den Buchstaben erwartet man in »deinen« die Laute [dainen], aber es können z. B. statt [ai] ebensogut Lautfolgen wie [aɪ], [ae], [aε], [ɔi], [ɔɪ] usw. vorkommen. Wenn man mit besonderer Deutlichkeit spricht, kann man die Unterschiede zwischen diesen Lauten hören; aber bei der natürlichen Rede liefert das Ohr nur Täuschungen. Man könnte meinen, das [a] in »vorgetragen« müfste deutlich ein typisches [a] sein. Das Ohr aber kann nicht entscheiden, ob es ein wenig nach [o] oder [ɔ] hinüberklingt. In der Tat kann man mittels Sprachkurven beweisen, dafs derselbe Vokal selbst von derselben Person niemals ganz gleich ausgesprochen wird, sondern dafs er um einen Mittelwert hin- und herschwankt. Aufserdem ist der Klang eines Vokals ein von Anfang bis Ende fortwährend sich ändernder.

Wenn ein Vokal sehr lang ausgedehnt und verhältnismäfsig konstant ist, kann man sich von seinem durchschnittlichen Charakter überzeugen. Beim natürlichen Sprechen und Singen kommt es aber leider selten vor, dafs man irgend einen Vokal ganz bestimmt charakterisieren kann. Es gibt Leute, welche meinen, die Vokale beim Singen und Sprechen ganz präzis angeben zu können; aber die Meinungen sind oft ebenso zahlreich

wie die betreffenden Personen. Der einzig zuverlässige Weg für solche Bestimmungen liegt in Vergleichen von Sprachkurven untereinander mit dem Auge und in Messungen.

Der erste Vokal in »—tragen« ist ein deutliches [a]; wir nehmen also vorläufig an, dafs die Wellen für diesen Vokal in Z. 16 [a]-Wellen sind. Sehr ähnlich, aber nicht ganz identisch sind die Wellen in der Mitte von Z. 6; der erste Teil des Diphthongs [aʊ] in »blauen« ist also — wie zu erwarten war — auch ein [a]-Laut. Die Wellen für den ersten Teil von [aʊ] in »Augen« zeigen eine Ähnlichkeit mit den vorigen zwei Beispielen, aber der Vokal entfernt sich in der Mitte etwas von diesen Lauten; nach einer gewissen Ähnlichkeit mit den Wellen von [ɔ] »Norden«, Tafel II, Z. 19, zu urteilen, klingt es ein wenig [ɔ]-ähnlich.

Der Vokal in »vor-« Z. 13 wäre als ein typisches [o] aufzufassen. Wir bemerken zuerst, dafs der Anfangsteil des Vokals viel stärker als die späteren Teile ist. Zwei weitere Beispiele von »o« auf der folgenden (hier nicht reproduzierten) Tafel in »Doria« und in dem ersten Vokal von »Zonophon« zeigen dieselbe Wellenform und denselben starken Anfang; das letzte kurze »o« in »Zonophon« zeigt nur die starken Wellen, welche dieselbe Form wie in »vor-« haben. (Das zweite »o« ist abweichend). Die im ersten Teil von »vor-« zum Vorschein kommenden Wellen dürfen wir also wohl als typische [o]-Wellen ansehen.

Die Wellen von dem schwachen [ɪ] in »Mit« Z. 1 sind nicht genügend vergröfsert, um die Form deutlich zu zeigen. Ein deutlicheres [ɪ] erscheint in einer späteren Tafel, wo das Wort gesungen wurde; die zu zwei gruppierten Wellen stimmen mit zahlreichen Beispielen aus anderen Aufnahmen überein.

Die ersten Vokalwellen in »deinem« Z. 2 zeigen etwas Ähnlichkeit mit den Wellen für [a] Z. 6, aber eine Abweichung in der Richtung nach den Wellen in »vor-« Z. 13; wir dürfen also annehmen, dafs der erste Vokal in »deinem« mit einem zwischen [a] und [o] liegenden Laut anfängt. Etwas weiter — z. B. kurz vor der Mitte der Z. 2 — treten die kleineren Wellen mehr hervor; es entwickelt sich also ein hoher Ton. Später — z. B. bei

der Welle * in Z. 2 — ist die Form ganz den Wellen für [a] Z. 6, 9 ähnlich. Die Wellen des letzten Teils des Vokals Z. 2, 3 zeigen eine Ähnlichkeit mit den Wellen für [ε] Z. 19, aber nicht mit den [ɪ]-Wellen in Z. 1; [i]-Wellen zum Vergleich sind nicht vorhanden. Dieser Teil ist also kein [ɪ]-Laut, sondern wahrscheinlich [ε]. Wiederum bemerken wir, wie allmählich diese Wellenform aus den [a]-Wellen sich entwickelt. Eigentlich müfste man diesen Vokal als ein Triphthong betrachten, bei welchem der Anfang zwischen [o] und [a] liegt, der zweite Teil ein [a] und der letzte ein [ε] ist. Es ist ein absteigender Triphthong (oder Diphthong), weil das Maximum der Intensität im ersten Teil sich befindet.

Der Vokal in »blauen« fängt, wie eben erklärt, mit [a] an. Die Wellenform ändert sich allmählich; am Anfang von Z. 7 ist sie schon wesentlich verschieden geworden. Auf dieser Tafel findet sich kein deutliches [u], aber auf einer späteren erscheinen die Wellen von einem ungewöhnlich deutlich und ausgedehnten gesungenen [u], wie in »Stuhl«. Die Wellen in Z. 7 zeigen nicht die entfernteste Ähnlichkeit mit den [u]-Wellen; sie sind aber ganz gut mit den sehr starken Wellen im ersten Teil von Z. 10 zu vergleichen. Der Laut ist vielleicht [ʊ], wie in »Stulle«. Diese Wellen gehen allmählich in schwache [ε]-Wellen über, und diese wiederum in [n]-Wellen. Der Laut ist also ein Tetraphthong.

Der erste Vokal in »Augen« Z. 9, 10 fängt mit einem deutlichen [a]-Laut an und entwickelt sich in immer stärkeren Wellen, welche eine besondere Form in Z. 10 aufweisen. Obwohl kein Beweis dafür vorliegt, darf man die Wellen des zweiten Teils als [ʊ]-Wellen auffassen. Der Vokal ist also ein steigender Diphthong [aʊ].

Die Wellen des Vokals in »von« Z. 17,18 weisen sich als geschwächte Kopien der [o]-Wellen in Z. 13 auf.

Die starken Wellen in Z. 20 müssen von einem Vokal herrühren. Sie zeigen eine deutliche [n]-Form; es mufs also ein Nasallaut vorliegen. Der Laut kann nicht [n] sein, da bei gesperrtem Mund — wie für [n] — so starke Wellen nicht er-

scheinen (vgl. die [n]-Wellen Z. 3, 4, 8, 15, 17). Den Laut wollen wir einen unbestimmten nasalierten Vokal nennen und dafür das Zeichen [ə̃] gebrauchen.

Tafel II ist die erste einer Serie von sieben Tafeln, welche die Kurve des Gedichtes »Der Fichtenbaum«, gesprochen von W. L. Elterich, wiedergeben. Die Kurve wurde nach der schon beschriebenen Methode gewonnen.

Bei der Augenanalyse bemerken wir, daſs die schon erklärten Prinzipien sich auch hier bewähren, z. B. die fortwährende Änderung jedes Vokals während seines ganzen Verlaufes, die Entwicklung eines jeden Lautes aus dem vorhergehenden usw. Wir wollen daher sofort zu den Einzellauten übergehen.

Die Wellen für »Ein« erstrecken sich über fast zwei Zeilen. Die Vokalwellen fangen schwach an und werden langsam stärker; in Z. 2 klingen sie allmählich ab. Die Form in Z. 1 läſst sich mit den [a]-Wellen in Z. 12, 13 und auch — obwohl nicht so gut — mit den [a]-Wellen auf Tafel I vergleichen; während fast zwei Drittel der Zeile also liegt ein [a]-ähnlicher Laut vor. Im letzten Drittel dieser Zeile gehen die Wellen in eine andere Form über, welche sich kaum mit irgendwelcher auf diesen Tafeln vorhandenen Wellen vergleichen läſst. Der Laut ist hier sicher nicht [ɪ] (vgl. Tafel I, Z. 1) und — wie ich aus zahlreichen [i]-Kurven konstatieren kann — auch nicht [i]. Ein Vergleich mit [ɛ], z. B. Tafel I, Z 19, ist kaum aufrechtzuhalten. Ein bestimmter Entscheid über die Natur des Vokals mittels Augenanalyse ist hier nicht möglich; wegen der Ähnlichkeit mit den [n]-Wellen kann man einen nasalierten Vokal — etwa ɛ̃ — vermuten. Ein Diphthong ist der Vokallaut hier aber eigentlich nicht; die Wellen für [ɛ̃] gehen allmählich in [n]-Wellen Z. 2 über; sowohl nach der Amplitude wie auch nach der Wellenform — und, wie wir unten sehen werden, auch nach der Melodie — ist die ganze Strecke als ein einheitlicher Laut aufzufassen. Einen Triphthong [aə̃n] können wir diese Lautstrecke nennen, wenn wir damit lediglich sagen wollen, daſs der Laut teilweise [a]-ähnlich, teilweise [ɛ̃]-ähnlich und teilweise [n]-ähnlich klingt.

Die weggelassene gerade Linie (178 mm = 0,12 Sek.) entspricht dem [f]. Darnach folgt der Vokal [ɪ] mit aufserordentlich schwachen Wellen; für das [ɪ] zwischen den zwei stimmlosen Lauten [f] und [χ] setzt sich also der Stimmton nicht in gewöhnlicher Stärke ein.

Die weggelassene gerade Linie (390 mm = 0,27 Sek.) entspricht den stimmlosen Lauten [χ t]. Darnach, Z. 3, folgen die Wellen für den Vokallaut nach [t]. Mit dem Ohr kann man nicht unterscheiden, ob ein schwacher kurzer Vokal mit einem nachfolgenden [n] oder ein nasalierter Vokal oder endlich ein [n] ohne vorhergehenden Vokal vorliegt. Alle drei Fälle können hier vorkommen; die Wellen sind den [n]-Wellen sehr ähnlich; ein [n] oder ein stark nasalierter Vokal liegt vor.

Für [b] erscheinen bei diesen Vergröfserungen keine Wellen; das entsprechende geradlinige Stück (82 mm = 0,06 Sek.) wurde weggelassen.

Die Wellen für [aə] erstrecken sich von dem letzten Teil der Z. 4 bis etwa der Mitte der Z. 6. Die Form ändert sich allmählich; in der ersten Hälfte kann man eine gewisse Ähnlichkeit mit den [a]-Wellen in Z. 9 finden; dafs ein Unterschied doch besteht, ist sicher; ein Vergleich mit den [ɔ]-Wellen Z. 19 läfst eine Hinüberziehung nach [ɔ] vermuten. Die Wellen der ersten Hälfte von Z. 6 lassen sich nicht gut mit den [ʊ]-Wellen in Z. 7, 10 auf Tafel I vergleichen; es kann ein ähnlicher Laut [ə] vorliegen, aber bestimmteres läfst sich nicht angeben. In der letzten Hälfte von Z. 6 zeigen die Wellen die bekannte Form für einen nasalierten Vokal; in Z. 7 werden sie [m]-ähnlich.

Für die Pause nach »Fichtenbaum« und das folgende [š] »steht« ergab sich eine 361 mm (= 0,25 Sek.) gerade Linie. Der Vokal [e] in »steht« erstreckt sich über den Rest von Z. 7 und fast die ganze Z. 8; sie ist hier kurz (0,24 Sek.) und schwach, weil sie im schwächeren Teil des Taktes sich befindet. Für [t] sind 213 mm (= 0,15 Sek.) weggelassen worden.

Das [aẽn] »einsam« erstreckt sich über fast vier Zeilen; etwa die Hälfte zeigt die [n]-ähnlichen Wellen. Die Wellen für den ersten Teil des ersten Vokals sind deutlich [a]-ähnlich (vgl. Z. 9

mit Z. 12). Für den zweiten Teil (Ende Z. 9, Anfang Z. 10) sind sie kaum mit den [ε]-Wellen (Tafel I), sicher nicht mit den [ɪ]-Wellen zu vergleichen. Auch ein [i] ist der Laut nicht. Sie zeigt eine Ähnlichkeit mit den Wellen für [ε̃] Z. 1, 2. Aus denselben Gründen, wie früher, wollen wir hier den Vokal [ε̃] annehmen.

Für [z] Z. 11 wurden Schwingungen nur am Anfang erhalten; das Stück (173 mm = 0,12 Sek.) ist weggelassen worden.

Die Vokalwellen in Z. 11—14 rühren von einem deutlichen langen [a] her. Sie lassen sich gut mit den [a]-Wellen Z. 15, 16 Tafel I vergleichen, obwohl deutliche Verschiedenheiten zu bemerken sind. Es sind das solche kleine Verschiedenheiten, welche die im Klang der Stimme hörbaren persönlichen Unterschiede registrieren. Der Übergang von [a] durch einen nasalierten Vokal in [m] vollzieht sich verhältnismäfsig plötzlich in Z. 14. Nach dem ausklingenden [m] folgt eine Pause von 241 mm = 0,17 Sek.

Der Vokal in Z. 15 zeigt von Anfang an eine an [n] und [m] erinnernde Welle, welche als Ausdruck der Nasalierung anzusehen ist. Er geht allmählich in volles [m] über, Z. 16. Das [m] wird später ein [n], aber der Übergang ist nicht scharf abzugrenzen. Am Anfange von Z. 18 geht das [n] verhältnismäfsig schnell in den Vokal über. Die Vokalwellen ändern sich allmählich, bis sie gegen Ende von Z. 18 eine etwas andere Form zeigen. Diese Form hält sich verhältnismäfsig konstant fast über die ganze Z. 19. Diesen letzten Teil haben wir als [ɔ] angenommen. Der erste Teil zeigt eine gewisse entfernte Ähnlichkeit mit den Wellen von [a]; er klingt wahrscheinlich etwas nach [a] über.

Von Wichtigkeit ist die Tatsache, dafs das Ganze vom Anfang des [ĩ] bis Schlufs des [s] (auf der hier nicht reproduzierten Tafel) absolut keine Unterbrechung oder plötzliche Änderung zeigt. Das Ganze ist ein einziger Laut, welcher sich allmählich ändert. Die Amplitude steigt langsam, bleibt fast konstant und fällt vollkommen gleichmäfsig; die einzige Ausnahme findet sich Im Anfang von Z. 18, wo die [n]-Wellen vor Übergang in [ɔ] etwas schwächer werden.

Wenn man ein grofses Kurven-Material der verschiedensten Arten gesammelt hat, kann man die typischen Formen allmählich daraus ableiten und Kurvenanalysen in viel ausgedehnterer Weise vornehmen, als es mit diesen zwei Tafeln der Fall sein konnte.

Solche Vergleiche durch das Auge, wo man alle Ruhe hat, die Einzelheiten zu bestimmen, sind viel zuverlässiger als Beobachtungen durch das Ohr, wo grofse Unterschiede in ein paar hundertstel Sekunden vorkommen und wobei man fortwährend durch Suggestion getäuscht wird. Diese unmittelbare Analyse liefert aber nicht die Einzelheiten in bezug auf die Vokaltöne; dazu mufs die eigentliche mathematische Vokalanalyse angewandt werden. Darauf kommen wir weiter unten zurück.

Die Melodiekurve für Tafel I ist in Fig. 46 reproduziert; hier ist $x = 0{,}010$ Sek., $y = 10$ Schwingungen wie in den Figuren im I. Teil.

Die Melodie ist ziemlich monoton, wie das bei einer Ankündigung zu erwarten ist. Das Grundgesetz[1]), nach welchem jeder Ausdruckseinheit eine Melodie-Konvexität entspricht, kommt hier deutlich zum Vorschein. Die erste Ausdruckseinheit umfafst die Worte: »Mit deinen blauen Augen«. Der Anfang in »Mit« ist mäfsig tief, der Schlufs am Ende von »Augen« ist ungewöhnlich tief (Herr Doria hat eine Bafsstimme); der mittlere Teil ist höher. Die zweite Einheit ist »vorgetragen von Herrn Doria für den Zonophon«. Das Maximum (hier nicht gezeigt) liegt bei »Doria«; das Minimum bei »Zonophon«; der Anfang »vor-« ist mäfsig tief.

Die kleinen Einheiten kommen auch zum Ausdruck. Nach dem Eindruck auf das Ohr zu urteilen, fallen die ersten Worte in zwei Gruppen: »Mit deinen« und »blauen Augen«, was auch in der Melodiekurve zum Ausdruck kommt. Die nächsten Worte zerfallen in zwei Gruppen: »vorgetragen« und »von Herrn Doria«; aber eine Abgrenzung in der Melodiekurve findet man eigentlich

---

1) Researches in Experimental Phonetics (Carnegie Institution), Ch. III Washington 1906.

nicht. Jede Vokalkombination zeigt gewöhnlich eine untergeordnete Konvexität; so z. B. [ɪ] in »Mit«, [aɛnən] in »deinen«, [lauən] in »blauen«, [au] und [ən] in »Augen« (wegen der Steilheit des Schlusses kommt dies bei [ən] nicht so deutlich zum Vorschein),

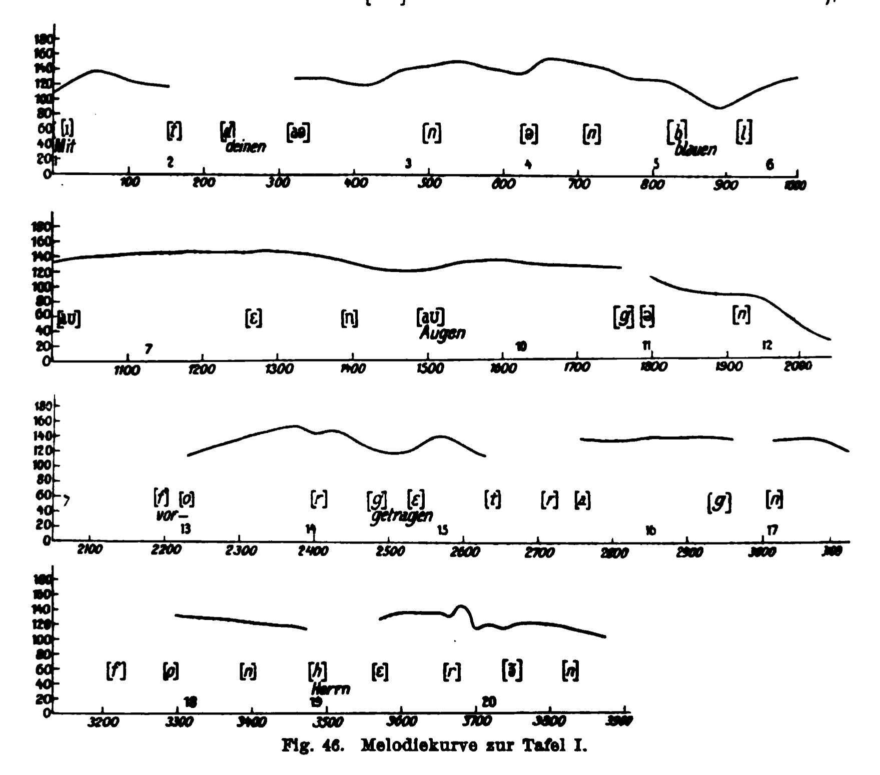


Fig. 46. Melodiekurve zur Tafel I.

[or] in »vor-«, [ɛ] und [n] in »getragen« und [ɛ] und [ən] in »Herrn«. In einigen Fällen tritt eine ebene statt eine konvexe Melodie auf.

Das Prinzip der Ausdruckseinheit zeigt sich deutlich in den Melodiekurven von Martens, der kurze Wortgruppen, wie »Vater und Mutter«, »Der Donner rollt« usw. registrierte.[1])

Auch bei isolierten Vokalen ist die Melodie regelmäfsig konvex.[2])

1) Martens, Über das Verhalten von Vokalen und Diphthongen in gespr. Worten. Zeitschr. f. Biol. 1889, Bd. 25 S. 297.

2) Meyer, Zur Tonbewegung des Vokals usw. Neuere Sprachen 1897, IV, Phonet. Stud. 1.

Auch in meinen englischen Aufnahmen[1]) bewährt sich das Prinzip. Sonst liegt kein Material vor.

Tafel II wollen wir einer Analyse in bezug auf Dauer, Melodie und Stärke unterziehen — was man eigentlich eine Prosodie-Analyse nennen könnte.

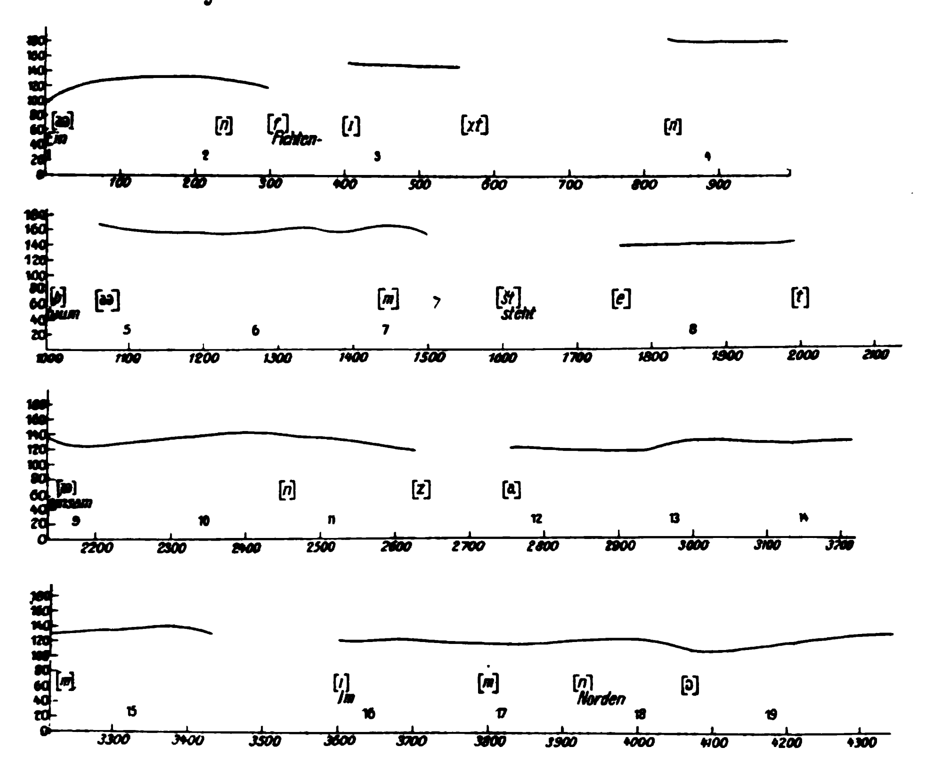


Fig. 47. Melodiekurve zur Tafel II.

Das [aẽn] »ein« mufs man als eine Einheit betrachten; sie hat eine Dauer von 0,30 Sek. Ihre Melodie ist eine einheitliche horizontale Konvexität. Ihre Maximalamplitude (Anfang von Z. 2, gegen Ende von [aẽ]) ist 0,12 cm.

1) Stud. Yale Psych. Lab. 1902, X, Plates XII, XIII; Elements of Experimental Phonetics, Ch. XXXII; Philos. Studien, 1902, XIX, p. 599; Neuere Sprachen 1902/03, X, p. 514; Researches (Carnegie Institution 1906), Ch. III.

Für [ɪ] »Ficht-« ergibt sich eine Länge von höchstens 0,11 Sek. Die Melodie ist horizontal. Die Maximalamplitude ist höchstens 0,03 cm.

Nach den Regeln der Verskunst muſs die Silbe »ein« kurz oder schwach sein, die Silbe »Ficht-« lang oder stark. Die Tatsache, daſs die zweite Silbe trotz des schwachen Vokals doch sehr stark betont erscheint, erklärt sich aus den Konsonanten [χt], welche dem Vokal folgen. Diese Konsonanten haben eine Dauer von 0,27 Sek. Auſserdem erfordern [χt] verhältnismäſsig komplizierte Bewegungen der Zunge — also mehr Arbeit. Wie ich schon erklärt habe[1]), wird ein Laut als betont betrachtet, wenn er mehr Arbeit erfordert; diese besteht nicht nur in längerer Dauer, höherem Ton und gröſserer Schallstärke, sondern auch in der schwierigeren Artikulation. Die Silbe »Ficht-« erlangt hier ihre Stärke gerade durch die schwierigere Folge der Konsonanten [χt]. Die Konsonanten sind hier die »Träger« der Silbe im Sinne der Verskunst.

Das folgende [n] (oder nasalierter Vokal) hat eine mäſsige Maximalamplitüde von 0,06 cm und eine hohe Melodie. Trotzdem ist er wegen seiner Kürze (0,16 Sek.) schwach.

Der Laut [aem] »-baum« zeigt eine langsam sich entwickelnde, horizontale, konvexe Melodie; seine Maximalamplitüde ist 0,13 cm. Die Länge ist 0,47 Sek. Die Silbe ist eine betonte wegen ihrer Stärke und besonders auch ihrer Länge.

Nach dem Sprachgebrauch ist die Silbe »steht« stark; dies rührt von der bedeutenden Artikulationsarbeit für [št] und dem langen Vokal [e]. Hier jedoch m u ſs die Silbe wegen des Versschemas schwach sein. Die komplizierte Lautfolge [št] beansprucht unumgänglich ziemlich viel Zeit; hier ist die Dauer 0,25 Sek. Der Vokal [e] muſs daher hier verkürzt gebraucht werden; trotz der Verkürzung hat er aber doch eine mäſsige Länge von 0,24 Sek. Die Melodie ist nur ein wenig niedriger als diejenige von »baum«. Obwohl der Vokal durch die ganz geringe Maximalamplitude von 0,10 cm sehr abgeschwächt wird, bleibt doch die Silbe noch etwas zu lang.

1) Elements of Experimental Phonetics p. 506.

Der Laut [aẽn] »ein-« hat eine Länge von 0,50 Sek. und eine Maximalamplitüde von 0,10 cm. Die bedeutende Länge genügt, um die Silbe stark betont zu machen.

Nach dem Versschema soll die Zeile mit einer unbetonten Silbe schliefsen. Der Laut [am] »-sam« hat eine Dauer von 0,69 Sek., eine Maximalamplitude von 0,09 cm und eine horizontale ebene Melodie mit Beweglichkeit nur am Anfang und Schlufs. Die Silbe ist also als stark betont zu betrachten. Dies ist aber kein Defekt im Gedicht, sondern gerade das Gegenteil.

Erstens müssen wir beachten, dafs die Zeilen des »Fichtenbaums« nicht drei Betonungen sondern vier haben; die vierte Betonung fällt in die Pause. Jede Änderung beim Sprechen, welche einen psychischen Eindruck erzeugen kann, ist ein Ausdrucksfaktor; eine Pause während des Sprechens ist auch eine solche Änderung. Beim Sprechen des »Fichtenbaums« macht man unwillkürlich eine kleine Pause nach jeder Zeile; wenn man mit den Fingern den Takt regelmäfsig markiert, so fallen drei Betonungen auf die Worte jeder Zeile und die vierte auf die Pause. Statt der Pause am Ende der ersten Zeile läfst der Dichter die Zeit durch die Silbe »-sam« teilweise ausfüllen.

Um sich von dem Gesagten zu überzeugen, spreche man für sich das Gedicht und markiere wie ein Dirigent den Rhythmus. Man wird hierbei bemerken, dafs die Betonung nach folgendem Schema geschieht:

Ein Fichtenbaum steht einsam
Im Norden auf kahler Höh',

usw.

Zweitens bemerken wir, dafs das Wort »einsam« aus Lauten besteht, welche hier durch lange Dauer und monotone Melodie gekennzeichnet sind, die geradezu den Begriff des »einsamen« sprachlich veranschaulichen. Dieser Eindruck wird noch verstärkt durch die Hinüberziehung des Lautes in den vierten Takt. Natürlich hat der Dichter an solche Kunstgriffe gar nicht gedacht; es handelt sich hier lediglich um einen unbewufsten Ausdruck des Gefühls.

Die Lautreihe [ɪmnɔ] können wir nicht in Bestandteile zerlegen; wir dürfen also keine Silbentrennung vornehmen. Sie hat eine sehr grofse Länge 0,81 Sek., eine Maximalamplitude von 0,14 cm und eine horizontale Melodie, welche zuerst eben, dann konkav und endlich konvex erscheint.

Nun wenden wir uns zur Vokalanalyse. Was wir oben mit dem Auge aus den Kurven herausgelesen haben, ist eigentlich auch Vokalanalyse, aber jetzt kommen wir zur Frage der Resonanztöne des Vokals — also der Vokalanalyse im engeren Sinne.

Für diese Analyse existiert heute nur eine einzige Methode — die Fouriersche. Nach dem Satz von Fourier kann man jede Kurve — auch eine gerade Linie oder einen Punkt — als die Summe einer Reihe von einfachen Sinuskurven

$$y = a \cdot \sin \frac{2\pi}{T} t$$

mit Perioden in den Verhältnissen $T = 1 : {}^1/_2 : {}^1/_3 \ldots$, wobei die Amplituden und Phasen als Variablen auftreten.

Praktisch läfst sich die Analyse auf folgende Weise ausführen: Die Grundperiode wird abgegrenzt — z. B. eine Welle der Vokalkurve — dann gemessen und in n gleiche Teile zerlegt. Die zu jedem Teilstrich zugehörige Ordinate wird gemessen. Mittels eines Rechenverfahrens bekommt man zwei Reihen von Werten $c_1, c_2, c_3, \ldots c_n$ und $q_1, q_2, q_3, \ldots q_n$; die erste gibt die Verhältnisse der Amplituden und die zweite die Phasen.[1]

Das Ergebnis ist ein rein mathematisches; die Kurve unbekannter Form wird in eine Reihe bekannter einfacher Sinuskurven aufgelöst; also:

$$f(t) = c_1 \cdot \sin\left(\frac{2\pi}{T} t - q_1\right) + c_2 \cdot \sin\left(\frac{2\pi}{{}^1/_2 T} t - q_2\right) + c_3 \cdot \sin\left(\frac{2\pi}{{}^1/_3 T} t - q_3\right) + \ldots$$

Mit der Vokalanalyse hat das Verfahren vorderhand nichts zu tun.

1) Für die mathematische Darlegung der Theorie: Fourier, Théorie analytique de la chaleur, Ch. III. Für die Anwendung auf Sprachkurven: Hermann, Phonophotographische Untersuchungen. Archiv f. d. ges. Physiol. 1890, Bd. 47 S. 45; Scripture, Elements of Experimental Phonetics, Appendix I. Für ausführliche Beispiele und Schablonen: Scripture, Researches in Experimental Phonetics, Carnegie Institution, 1906

Haben wir aber vor uns eine Kurve, welche das Resultat einer begrenzten harmonischen Reihe von einfachen Sinusschwingungen ist, wie z. B. die Kurve einer gestrichenen Saite, dann geben die Werte $c_1, c_2, c_3, \ldots$ die Amplituden der Teilschwingungen und $q_1, q_2, q_3, \ldots$ ihre Phasen an.

Es kann aber eine Kurve vorliegen, welche das Resultat aus einer begrenzten Reihe von einfachen Sinusschwingungen darstellt, wo einzelne Glieder nicht zur Grundschwingung harmonisch sind, wie z. B. einer Kurve aus Komponenten mit den Perioden 1 : 2 : 2,3 : 3,7 : 6 ... Die Fouriersche Analyse stellt eine solche Kurve als das Resultat einer Reihe 1 : 2 : 3 : 4 : 5 : ... dar; sie gibt keinen unmittelbaren Aufschlufs über das Vorhandensein von den Schwingungen 2,3 und 3,7 oder über das Fehlen von den Schwingungen 3, 4 und 5; es gibt auch die Amplituden von 1, 2 und 6 falsch an.

Es kann auch eine Kurve aus gedämpften Schwingungen entstehen, also aus Schwingungen von der Form

$$y = a \cdot e^{-\varepsilon t} \cdot \sin \frac{2\pi}{T} t,$$

wo ε den Dämpfungsfaktor darstellt. Die Dämpfung kann bei den Teilschwingungen ganz verschieden sein. Hierüber gibt die Fouriersche Analyse überhaupt keinen unmittelbaren Aufschlufs. Wie ich an anderer Stelle gezeigt habe, liefert selbst die Fouriersche Analyse einer einzigen Sinusschwingung mit Dämpfung, eine unendliche Reihe harmonischer Komponenten.

Welcher Art nun sind die Vokalkurven?

Nehmen wir an, dafs die Vokalkurven aus einer harmonischen Reihe einfacher Sinusschwingungen zusammengesetzt sind. Dies wäre gleichbedeutend mit der Annahme, dafs die Vokale durch einen Apparat erzeugt werden, welcher nach Analogie einer gestrichenen Saite vor einer Reihe von Resonatoren die Luft in Bewegung setzt. Die Teilschwingungen der Saite stehen in harmonischen Verhältnissen; durch einzelne Resonatoren werden gewisse Teilschwingungen verstärkt, wie z. B. durch die nebenstehend fetten Zahlen ausgedrückt:

1 **2** 3 **4** 5 6 7 **8** 9 10.

In jedem Fall ist der stärkste Ton der Grundton der Saite. Eine Fouriersche Analyse einer solchen korrekt gewonnenen Kurve würde die Amplituden in ihren ursprünglichen Verhältnissen wiedergeben, also z. B. eine starke Amplitüde für den Ton 1, eine halb so starke für die Töne 2, 4 und 8 und ganz geringe für die anderen.

Eine Vokalkurve liefert aber fast niemals solche Resultate. Wie schon von Hermann gezeigt wurde, fehlt der Grundton in den Analysen gewöhnlich ganz oder fast ganz. Dieser ist aber weitaus der stärkste Ton; wenn wir überhaupt etwas vom gesprochenen Laut hören, ist der Stimmton vorhanden, selbst wenn alle anderen Töne verloren gehen. Da diese Kurven mittels eines Phonographen gewonnen wurden, so hat ein Phonetiker allen Ernstes behauptet, »der Phonograph mufs für den Stimmton taub sein«, obwohl er sich hätte sagen sollen, dafs es gerade dieser Ton ist, welchen auch der schlechteste Phonograph registriert und wiedergibt.

Wie Hermann zuerst mittels seiner Kurven bewies, gruppieren sich zusammen die durch die Analyse gewonnenen Amplituden. Man bekommt also nicht einige grofse Werte mit Nullwerten dazwischen, sondern Werte wie folgende:

Periode	1	$^1/_2$	$^1/_3$	$^1/_4$	$^1/_5$	$^1/_6$	$^1/_7$	$^1/_8$	$^1/_9$	$^1/_{10}$
Frequenz	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Amplitude	4,2	8,5	3,2	7,3	2,2	13,9	44,7	50,2	13,6	14,6

Es fehlt kein Glied der Reihe; aber die Amplituden der etzten Hälfte gruppieren sich um die Töne 7 und 8. Dafs diese zwei Töne in fast derselben Stärke vorhanden waren, ist von vornherein kaum denkbar; wir müssen viel eher schliefsen, dafs der wirklich vorhandene Ton zwischen 7 und 8 lag.

Nehmen wir mit Hermann jetzt an, dafs die Vokaltöne unharmonisch zum Stimmton sein können. Der Einflufs eines unharmonischen Bestandteils verbreitet sich auf die harmonischen Resultate nach einer bestimmten Formel. Für jeden einzigen Teilton des Vokals erhält man eine ganze harmonische Reihe von Teiltönen als Ergebnis der Analyse; für zwei Teiltöne erhält

man eine harmonische Reihe, welche aus zwei voneinander nicht abzutrennenden Reihen besteht usw. Man konnte nun die Fouriersche Analyse auf die Vokalkurve anwenden, und nach dem Hermannschen Schwerpunktsverfahren die unharmonischen Bestandteile ausrechnen. Auf diese Weise habe ich viele Hunderte Vokalkurven analysiert. Die Resultate aber ergaben gar keine richtige Übereinstimmung zwischen den Kurven verwandter Vokale. Die Analyse von einer [a]-Kurve gab z. B. Teiltöne an, welche total verschieden von einer wirklich nur wenig verschiedenen [a]-Kurve waren, während sie mit den Teiltönen eines [u] nahe übereinstimmen konnten. Das Resultat zweijähriger Arbeit ergab, daſs nach dieser Methode keine befriedigende Übereinstimmung ähnlicher oder Differenzierung verschiedener Laute zu erreichen ist. Es muſste in der zugrunde gelegten Annahme ein Fehler vorhanden sein. Dieser lag darin, daſs die Vokalschwingungen nicht einfache Sinusschwingungen sind.

Nehmen wir jetzt an, daſs die unharmonischen Teilschwingungen, aus welchen eine Vokalkurve sich zusammensetzt, nicht einfache sondern gedämpfte Sinusschwingungen, d. h. von der Form

$$y = a \cdot e^{-\varepsilon t} \cdot \sin \frac{2\pi}{T} t,$$

sind.

Ein Vokal wäre also auf folgender Weise gebaut zu denken. Zu der ersten stark gedämpften Fundamental-Schwingung von den Stimmlippen kommen andere gedämpfte Vokal-Schwingungen, deren Perioden vollkommen unabhängig von derjenigen der Fundamentalschwingung sind. Eine Vokalkurve wäre also

$$f(t) = R_1 \cdot e^{-\varepsilon_1 t} \cdot \sin\left(\frac{2\pi}{T'} t - q_1\right) + R_2 \cdot e^{-\varepsilon_2 t} \cdot \sin\left(\frac{2\pi}{T''} t - q_2\right) + \ldots,$$

wo $R_1, R_2, \cdots$ die Amplituden der Teilschwingungen, $T', T'', \cdots$ ihre Perioden, $q_1, q_2, \cdots$ ihre Phasen und $\varepsilon_1, \varepsilon_2, \cdots$ ihre Dämpfungsfaktoren sind. Diese Quantitäten sind vollkommen unabhängig voneinander.

Wenn man die Gröſsen R, T und ε bei den Teiltönen des Vokals nicht kennt, liefert die harmonische Analyse Resultate, welche

unendlich vieldeutig sind. Die Fouriersche Methode — wenigstens in ihrer bisherigen Form — ist also zur Vokalanalyse nicht zu verwenden. Durch eine Modifikation ist sie aber doch auf folgende Weise anwendbar.

Die Kurve einer gedämpften Schwingung

$$y = a \cdot e^{-\varepsilon t} \cdot \sin \frac{2\pi}{T} t$$

kann man in eine einfache Sinuskurve umwandeln, indem man mit $e^{\varepsilon t}$ multipliziert. Man bekommt also

$$e^{\varepsilon t} \cdot y = a \cdot \sin \frac{2\pi}{T} t.$$

Haben wir z. B. eine Dämpfungskurve wie in Fig. 1 und wissen wir den Wert von ε, dann können wir die entsprechende Kurve ohne Dämpfung konstruieren, indem wir jede Ordinate der Kurve in Fig. 1 mit dem entsprechenden Wert von $e^{\varepsilon t}$ multiplizieren. Den Wert ε bekommen wir auf folgende Weise. Aus den Entfernungen der Umkehrpunkte (Maxima und Minima) voneinander $s_1, s_2, \cdots, s_n$, einer gedämpften Schwingung bekommen wir die Dämpfung, indem wir setzen

$$d = 6\,\frac{(n-1)(\text{log. nat. } s_1 - \text{log. nat. } s_n) + (n-3)(\text{log. nat. } s_2 - \text{log. nat. } s_{n-1}) + \cdots}{n\,(n^2-1)}$$

und

$$\varepsilon = \frac{2d}{T},$$

wo T die Periode der Schwingung ist.

Wir messen z. B. die vertikalen Abstände der Maxima und Minima der Kapselkurve (Fig. 1) und erhalten $s_1 = 12{,}83$, $s_2 = 6{,}90$, $s_3 = 3{,}53$, $s_4 = 1{,}62$, $s_5 = 0{,}80$, $s_6 = 0{,}42$, $s_7 = 0{,}15$, $s_8 = 0{,}08$ mm. Die Periode ist $T = 2{,}60$ mm. Hieraus bekommen wir $d = 0{,}7271$ und $\varepsilon = 0{,}56$ als Dämpfungsfaktor.[1])

1) Die ausführliche Rechnung geschieht wie folgend:

s	$100\,s$	log. nat. $100\,s$
12,83	1283	7,1570
6,90	690	6,3969
3,53	353	5,8665
1,62	162	5,0876
0,80	80	4,3820
0,42	42	3,7377
0,15	15	2,7081
0.08	8	2,0794

(Forts. nächste S.)

Dafs die Kurve sich nicht zu weit von einer eigentlichen Dämpfungskurve entfernt, prüfen wir, indem wir die horizontalen Abstände der Punkte messen, wo die Kurve die Nullachse schneidet. In diesem Fall sind sie annähernd gleich.

Jetzt multiplizieren wir jede Ordinate mit dem zugehörigen Wert von $e^{\varepsilon t}$. Z.B. für $t = o$, haben wir $e^{\varepsilon t} = 1{,}00$; für $t = 0{,}25$, $e^{\varepsilon t} = 1{,}15$; für $t = 0{,}50$, $e^{\varepsilon t} = 1{,}32$ usw. Die Ordinaten in Fig. 1 sind 9,08, 2,07, —0,95, respektive. Die Ordinaten der gesuchten Kurve ohne Dämpfung sind also respektive 9,08, 2,38, —1,25 usw.[1])

Wenn wir nun eine Kurve vor uns haben, welche aus einer harmonischen Reihe Sinusschwingungen mit demselben Dämpfungsfaktor zusammengesetzt ist, dann brauchen wir nur diesen Faktor zu kennen, um nach dieser Methode die Kurve in eine harmonisch zusammengesetzte Kurve ohne Dämpfung umzuwandeln. Auf das Resultat — die dämpfungsfreie Kurve — wenden wir dann ohne weiteres die Fouriersche Analyse an und bekommen die Amplituden und Phasen dieser Kurve. Die Amplituden der ursprünglichen Kurve bekommen wir auf einfache Weise mittels

---

$$d = \frac{6\,[7\,(7{,}1570-2{,}0794)+5\,(6{,}3969-2{,}7081)+3\,(5{,}8665-3{,}7377)+(5{,}0876-4{,}3820)]}{8 \times 63}$$
$$= 0{,}7271.$$

$$\varepsilon = \frac{1{,}4542}{2{,}60} = 0{,}56.$$

Die natürlichen Logarithmen bekommt man aus Tafeln (z. B. Ligowski, Taschenbuch der Mathematik, Berlin 1893) oder durch Umrechnung mittels Briggscher Logarithmen (bequeme Tafel auf S. 35 von Schlömilch, Fünfstellige Tafeln, Braunschweig 1902). Ob man mit 10, 100 oder 1000 multipliziert, ist gleichgültig, da die entsprechenden Faktoren bei der Subtraktion fortfallen.

1) Die Ausrechnung bei Ordinaten mit 0,25 mm Abstand geschieht folgendermafsen:

$$\varepsilon \cdot \log e = 0{,}56 \times 0{,}4343 = 0{,}2432.$$

t	$t\varepsilon \cdot \log e$	$e^{\varepsilon t}$	y	$e^{\varepsilon t} \cdot y$
0	0	1,00	9,08	9,08
0,25	0,0608	1,15	2,07	2,38
0,50	0,1216	1,32	— 0,95	— 1,25
0,75	0,1824	1,52	— 3,10	— 4,71
1,00	0,2432	1,75	— 3,96	— 6,93
1,25	0,404	2,01	— 3,31	— 6,65
.	.	.	.	.
	.		.	.
	.			

Division mit dem entsprechenden Wert von $e^{\varepsilon t}$.[1]) Wenn die Komponenten nicht harmonisch sind, machen wir die Korrektion ebenso, und wenden ein der Hermannschen Schwerpunktsmethode ähnliches Verfahren an.

Ein Mangel an dieser Methode ist der, dafs nur ein Dämpfungsfaktor gebraucht werden kann. Wir müssen also annehmen, dafs die Dämpfung bei allen Teiltönen gleich ist; dies ist gleichbedeutend mit der Annahme, dafs die Reibung im Kehlkopf und in den Vokalräumen dieselbe sei.

Bei den Vokalkurven begegnet man einer besonderen Schwierigkeit bei Bestimmung des Dämpfungsfaktors. Die Kurven sind aus einer Anzahl Teilschwingungen entstanden und ihre Formen sind sehr verwickelt. Ich verfahre folgendermafsen: Zuerst suche ich Wellen aus, welche Ähnlichkeit mit einfachen Dämpfungskurven zeigen. In Z. 18 Tafel I z. B. sind einige Wellen, welche ähnlich der Kurve einer rasch ausklingenden Stimmgabel sind. Bei einer der Wellen sind die Unterschiede zwischen Maxima und Minima $s = 1{,}40,\ 1{,}05,\ 0{,}50,\ 0{,}40,\ 0{,}45,\ 0{,}25$. Nach dem soeben beschriebenen Rechenverfahren ergibt sich daraus $\varepsilon = 0{,}17$. Andere Wellen auf den folgenden Tafeln liefern Werte, welche um $\varepsilon = 0{,}10$ herumliegen; diese letzte Zahl wird als Ausgangswert benutzt.

Um eine Welle zu analysieren, werden die n Ordinaten in gleichen Abständen gemessen. Die Werte werden auf Millimeterpapier eingetragen; die durch die Ende der Ordinate gezogene Linie mufs mit der ursprünglichen Welle übereinstimmen; auf diese Weise entdeckt man Messungsfehler. Nun berechnet man die Werte für $e^{\varepsilon t}$ und multipliziert jede Ordinate mit dem dazugehörigen Wert.[2]) Die Resultate werden auch auf Millimeter-

---

1) Ausführliche Beispiele in meinen Researches in Experim. Phonetics, Carnegie Institution, Washington 1906.

2) Z. B. für die Welle *Z. 2 mit einer Länge von 11,1 mm und bei Gebrauch von 36 Ordinaten haben wir $t_0 = 0$, $t_1 = 0{,}30$, $t_2 = 0{,}60$, $t_3 = 0{,}90$ usw. Mit $\varepsilon = 0{,}10$ ergibt sich $\varepsilon \cdot \log e = 0{,}04343$ und $\varepsilon t_1 \cdot \log e = 0{,}013$; für $\varepsilon t_2 \cdot \log e$, $\varepsilon t_3 \cdot \log e$ usw. ist dieser Wert einfach mit 2, 3, usw. zu multiplizien. Die Numeri aus den Resultaten sind die Werte für $e^{\varepsilon t}$, welche in der ersten Spalte der folgenden Tabelle gegeben werden. Die zweite Spalte

papier eingetragen; die resultierende Kurve mufs wie eine Welle ohne Dämpfung aussehen, d. h. alle Maxima und Minima werden ungefähr gleich weit voneinander stehen. Die ursprüngliche Welle ist als eine durch die Dämpfung verzerrte Welle zu betrachten; die neue Kurve soll die entsprechende Welle ohne Verzerrung sein. Wenn die neue Kurve immer noch Verzerrung zeigt, mufs man die Rechnung mit einem anderen Dämpfungsfaktor versuchen. Z. B. die Rechnung mit $\varepsilon = 0{,}10$ ergibt Kurven für [a] »deinen«, [a] »blauen« usw., welche wie unverzehrte Wellen aussehen. Aber für [a] »Augen«, [a] ·»tragen« usw. waren die Kurven in der entgegengesetzten Richtung verzerrt; man mufste es also mit kleineren Werten für ε probieren, bis man schliefslich bei $\varepsilon = 0{,}06$ resp. 0,05 usw. glatt aussehende Wellen bekam.

Auf die neuen Ordinaten wird die Fouriersche Analyse

---

enthält die 36 durch Messung gewonnenen Werte für die Ordinaten; die dritte Spalte die Ordinaten der dämpfungsfreien Kurve.

$e^{\varepsilon t}$	y	$y \cdot e^{\varepsilon t}$	$e^{\varepsilon t}$	y	$y \cdot e^{\varepsilon t}$
1,00	0	0	1,71	— 0,39	— 0,67
1,03	0,61	0,63	1,77	— 0,31	— 0,55
1,06	0,91	0,96	1,82	0	0
1,09	1,12	1,22	1,88	0,58	1,09
1,13	1,16	1,31	1,93	1,12	2,16
1,16	1,12	1,30	1,99	1,16	2,31
1,20	0,91	1,09	2,05	0,99	2,03
1,23	0	0	2,18	0,52	1,13
1,27	— 1,22	— 1,55	2,24	0	0
1,31	— 1,79	— 2,34	2,31	— 0,48	— 1,11
1,35	— 1,63	— 2.20	2,38	— 0,54	— 1,29
1,39	— 1,02	— 1,42	2,45	— 0,28	— 0,69
1,43	0	0	2,53	0,09	0,23
1,48	0,65	0,96	2,61	0,28	0,73
1,52	0,68	1,03	2,69	— 0,20	— 0,54
1,57	0,57	0,89	2,77	— 0,34	— 0,94
1,62	0,32	0,52	2,85	— 0,11	— 0,31
1,66	— 0,06	— 0,10	2,94	— 0,05	— 0,15

angewandt[1]); die Resultate geben die harmonischen Komponente der dämpfungsfreien Kurven.[2])

Aus den harmonischen Komponenten berechnen wir nun die Partialtöne. Wir suchen zuerst alle Minima aus der Reihe und verteilen jedes proportional auf seinen Nachbarn. Dann nehmen wir das Mittel aus jeder Gruppe von Werten zwischen zwei Minima. Die so erhaltenen Werte sind die Verhältniszahlen für die Partialtöne.[3]) Die Resultate für die auf Tafeln I und II mit * bezeichneten Wellen sind in nebenstehenden Tabellen angegeben.

In Tabelle I sind die Resultate der Reibungsanalyse gegeben. Die Spalte ε gibt den gebrauchten Dämpfungsfaktor an. Die Spalten 1—8 geben 1. die harmonische Reihe der Töne mit dem Stimmton als Fundamentalton, 2. die durch die Analyse für diese Töne gewonnenen Resultate. Z. B. für die mit * bezeichnete Welle des Vokals [a] in dem Wort ›deinen‹ auf Tafel I Z. 2 finden wir nach Gebrauch der Analyse mit dem Dämpfungsfaktor 0,10 die Werte 0,31 für den ersten harmonischen Komponent, 0,84 für den zweiten, usw. Bei der Berechnung der Schwingungszahlen habe ich in dieser Tabelle die erste Dezimalstelle behalten, da sonst ziemlich grofse Abweichungen in den höheren Komponenten auftreten.

---

1) Fertige Schablonen dazu sind leider noch nicht käuflich. Die Schablonen für 12, 24, 36 und 72 Ordinate sind in meinen Researches (Carnegie 1906) abgebildet. Liniertes Karton und Papier dazu bekommt man von G. Heinecke, Berlin, Dorotheenstr. 36. Aus den Kartonblättern sind die betreffenden Löcher auszuschneiden und die +- und —-Zeichen einzutragen.

2) Z. B. für die *Welle in Z. 2 bekommen wir (unter Fortlassen der Dezimalzeichen):

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
31	84	57	110	28	34	7	16	9	11	6	10	4	8	3	4	1	1

3) In den eben angeführten Werten sind Minima bei 57, 28, 7, 9, 4, 3 vorhanden. Der Wert 57 wird in dem Verhältnis 84 : 110 geteilt, also 16 + 41; ebenso 28 nach 110 : 34 in 21 + 7. Das Mittel der zwischen 57 und 28 liegender Gruppe ist also

$$\frac{(3 \times 41) + (4 \times 110) + (5 \times 21)}{41 + 110 + 21} = 3{,}9.$$

Die anderen Gruppen werden ebenso behandelt. Die Verhältniszahlen sind 1 : 1,9 : 3,9 : 5,9 : 8,1 : 9,9 : 11,9 : 14,0 : 16,0.

In Tabelle II sind die ausgerechneten Vokalpartiale angeführt. Z. B. für die analysierte Welle des Vokals [a] in »deinen« werden — wie in der Anmerkung auf S. 286 gezeigt — die Minima 57, 28, 7, 9, 6, 4, 3 proportional den Nachbarwerten verteilt; dann werden nach der Schwerpunktsmethode die Verhältniszahlen für die Partiale ausgerechnet. Wir bekommen also für diese Welle die Zahlen 1,9, 3,9, 5,9, 8,1, usw. wie oben angeführt. Jede dieser Zahlen mit der Schwingungszahl des Stimmtons multipliziert gibt die Schwingungszahl des betreffenden Partialtons. Diese Schwingungszahlen werden in der ersten der zu jeder Welle zugewiesenen vier Zeilen angegeben; die Verhältniszahlen selbst werden in der zweiten dieser Zeilen angeführt. Die dritte Zeile enthält den gröfsten Wert aus jeder zum Ausrechnen des Partialtons angewandten Resultate der harmonischen Analyse; diese Werte geben Andeutungen über die Amplituden der Partiale.

Bei der Berechnung der Partiale habe ich viermal eine Abweichung von der strikten Schwerpunktsmethode eingeführt. Bei [a] »blauen« kann man einen Partial aus den Werten zwischen den Minima 3 und 12 ausrechnen; das Resultat ist der Ton 628 mit dem Verhältnis 4,3 zum Stimmton. Da die Zahlen um 57 nicht rasch abfallen, kann man die Möglichkeit in Betracht ziehen, dafs ein Ton bei 22 und ein zweiter bei 45 vorhanden sei; die Zahl 57 wird dann in dem Verhältnis 22 : 45 verteilt und die zwei Töne 501 und 692 mit den Verhältniszahlen 3,4 und 4,7 werden berechnet. In ähnlicher Weise habe ich einmal die Gruppe der Zahlen zwischen 11 und 2 in [o] »von« zur Bestimmung des Tons 837 mit der Verhältniszahl 6,5, und das andere Mal 9 zwischen 25 und 6 verteilt, wobei ich die Töne 476 und 785 bekam. In ähnlicher Weise ist bei [ʊ] »Augen« der Ton 308 (Verhältniszahl 2,5) aus der Gruppe von 57 bis 16 bestimmt; da aber 57 teils oder ganz vom Stimmton herrühren konnte, ist in einer anderen Bestimmung 68 zwischen 57 und 208 verteilt, und der Ton 357 bestimmt worden. In jedem Fall sind beide Bestimmungen in die Tabelle eingetragen. Bei [n] »ein« ist ohne weiteres die erste Zahl 3 zwischen 15 und den folgenden 3 verteilt.

Betrachten wir jetzt die Werte für die sechs [a]. Es fällt uns sofort auf, daſs in jedem Fall ein starker Ton in der Nähe von 500 (nämlich 502, 501, 520, 460, 561, 569) vorliegt; mit einer einzigen Ausnahme ist er der am stärksten vertretene Ton. Ein charakteristischer Ton für das hier vertretene deutsche [a] von zwei Personen liegt also bei *ais*[1]—*d*[2]. Wir bemerken auch, daſs

Tabelle I. Harmonische Komponente

Vokal	Wort	Tafel und Zeile	ε	1	2	3	4	5	6	7
[a]	deinen	I,2	0,10	128,7	257,4	386,1	514,8	643,5	772,2	900,9
				31	84	57	110	28	34	7
[a]	blauen	I,6	0,10	147,3	294,6	441,9	589,2	736,5	883,8	1031,1
				13	3	22	57	45	12	16
[a]	Augen	I,9	0,06	129,9	259,8	389,7	519,6	645,5	779,4	909,3
				6	21	19	117	18	40	6
[a]	-tragen	I,16	0,05	124,4	248,8	373,2	497,6	622,0	742,4	870,8
				18	13	17	47	4	15	4
[a]	-baum	II,5	0,15	153,1	306,2	459,3	612,4	765,5	918,6	1071,7
				78	10	27	65	5	10	4
[a]	einsam	II,12	0,15	116,1	232,2	348,3	464,4	580,5	696,6	812,7
				20	25	11	41	38	22	17
[ɔ]	Nord-	II,18	0,10	113,9	227,8	341,7	455,6	569,5	683,4	797,3
				14	71	3	102	37	16	5
[ɔ]	Nord-	II,19	0,118	116,6	233,2	349,8	466,4	583,0	699,6	814,2
				48	45	42	141	30	12	13
[o]	vorge-	I,13	0,10	101,7	203,4	305,1	406,8	508,5	610,2	711,9
				60	63	105	28	16	8	12
[o]	von	I,13	0,17	128,7	257,4	386,1	514,8	643,5	772,2	900,9
				34	25	26	63	11	25	9
[ʊ]	Augen	I,10	0,15	123,2	246,4	369,6	492,8	616,0	739,2	862,4
				57	68	208	16	18	33	7
[ə]	-baum	II,6	0,15	151,9	303,8	455,7	607,6	759,5	911,4	1063,3
				7	48	100	37	3	13	1
[n]	ein	II,2	0	141,7	283,4	425,1	566,8	708,5	850,2	991,9
				8	36	15	3	3	2	1
[m]	im	II,16	0	115,9	231,8	347,7	463,6	579,5	695,4	811,3
				33	47	4	5	5	1	1
[ə]	Herrn	I,20	0,05	128,7	257,4	386,1	514,8	643,5	772,2	900,9
				43	70	15	2	8	3	5

in den vier Beispielen von [a] bei Herrn D o r i a (Tafel I) auch ein Partialton in der Nähe von 750 (nämlich 759, 692, 779, 759) hervortritt; in einem Fall (»blauen«) ist dieser Ton stärker als der Ton bei 500. Ein charakteristischer Ton bei f^2—g^2 liegt also hier vor. Bei der anderen Person, Herrn E l t e r i c h, fehlt dieser Ton vollständig.

der •Wellen in Tafel I und II.

8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1029,6	1158,3	1287,0	1415,7	1544,4	1673,1	1801,8	1930,5	2059,2	2187,9	2316,6
16	9	11	6	10	4	8	3	4	1	1
1178,4	1325,7	1473,0	1620,3	1767,6	1914,9	2062,2	2209,5	2356,8	2504,1	2651,4
12	6	4	3	3	3	5	1	4	1	0
1039,2	1169,1	1299,0	1428,9	1558,8	1688,7	1818,6	1947,5	2078,4	2208,3	2338,2
6	2	9	2	4	2	3	2	1	0	3
995,2	1119,6	1244,0	1368,4	1492,8	1617,2	1741,6	1866,0	1990,4	2114,8	2239,2
4	1	3	2	2	1	2	0	2	3	3
1224,8	1377,9	1531,0	1684,1	1837,2	1990,3	2143,4	2296,5	2449,6	2602,7	2755,8
6	2	3	2	3	2	3	1	2	2	1
928,8	1044,9	1161,0	1277,1	1393,2	1509,3	1625,4	1741,5	1857,6	1973,7	2089,8
21	12	4	1	2	4	3	2	1	5	4
911,2	1025,1	1139,0	1252,9	1366,8	1480,7	1594,6	1708,5	1822,4	1936,3	2050,2
9	11	2	6	1	7	6	2	4	4	7
932,8	1049,4	1166,0	1282,6	1399,2	1515,8	1632,4	1749,0	1865,6	1982,2	2098,8
6	4	4	10	1	2	7	3	6	2	2
813,6	915,3	1017,0	1118,7	1220,4	1322,1	1423,8	1525,5	1627,2	1728,9	1830,6
3	2	4	2	2	12	1	4	0	2	0
1029,6	1158,3	1287,0	1415,7	1544,4	1673,1	1801,8	1930,5	2059,2	2187,9	2316,6
6	2	2	2	5	3	2	1	2	6	4
985,6	1108,8	1232,0	1355,2	1475,4	1601,6	1724,8	1848,0	1971,2	2094,4	2217,6
10	7	3	6	9	11	5	18	5	4	2
1215,2	1367,1	1519,0	1670,9	1822,8	1974,7	2126,6	2278,5	2430,4	2582,3	2734,2
3	10	3	1	6	3	2	3	2	2	4
1133,6	1275,3	1417,0	1558,7	1700,4	1842,1	1983,8	2125,5	2267,2	2408,9	2550,6
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
927,2	1043,1	1159,0	1274,9	1390,8	1506,7	1622,6	1738,5	1854,4	1970,3	2086,2
0	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1
1029,6	1158,3	1287,0	1415,7	1544,4	1673,1	1801,8	1930,5	2059,2	2187,9	2316,6
0	1	6	2	1	1	1	0	1	1	1

Tabelle II. Partiale aus Tabelle I berechnet.

[a]	deinen	129	245	502	759	1043	1274	1532	1802	2459	—
		1	1,9	3,9	5,9	8,1	9,9	11,9	14,0	16,0	—
		?	84	110	34	16	11	10	8	4	—
[a]	blauen	147	—	501	692	1109	—	—	1953	2370	628
		1	—	3,4	4,7	7,5	—	—	13,3	16,1	4,3
		13	—	22	45	16	—	—	5	4	57
[a]	Augen	130	247	520	779	1039	1299	1572	1832	—	—
		1	1,9	4,0	6,0	8,0	10,0	12,1	14,1	—	—
		—	21	117	40	6	9	4	3	—	—
[a]	-tragen	124	—	460	759	983	1256	1406	1717	—	—
		1	—	3,7	6,1	7,9	10,1	11,3	13,8	—	—
		18	—	47	15	4	3	2	2	—	—
[a]	-baum	153	—	562	—	942	1223	1677	1837	2124	2559
		1	—	3,7	—	6,2	8,0	11,0	12,0	13,9	16,7
		18	—	65	—	10	2	3	3	3	2
[a]	einsam	116	197	569	—	964	—	1556	—	—	2596
		1	1,7	4,9	—	8,3	—	13,4	—	—	21,5
		20	47	38	—	21	—	4	—	—	5
[ɔ]	Nord-	114	205	513	—	968	1242	1538	—	—	—
		1	1,8	4,5	—	8,5	10,9	13,5	—	—	—
		?	71	102	—	11	6	7	—	—	—
[ɔ]	Nord-	117	187(?)	466	863	—	1259	1621	1877	—	—
		1	1,6	4,0	7,4	—	10,8	13,9	16,1	—	—
		48	48	141	18	—	10	7	6	—	—

[o]	vorge-	102	264	—	722	1027	1812	1526	—	—	—
		1	2,6	—	7,1	10,1	12,9	15,0	—	—	—
		?	105	—	12	4	12	4	—	—	—
[o]	von	129	—	476	785	1030	—	1557	—	2188	837
		1	—	3,7	6,1	8,0	—	12,1	—	17,0	6,5
		34	—	63	25	6	—	5	—	6	25
[ʊ]	Augen	123	357	—	702	1047	—	1508	1873	—	308
		1	2,9	—	5,7	8,5	—	12,2	15,2	—	2,5
		?	208	—	33	10	—	11	18	—	208
[ə]	-baum	152	—	451	—	911	—	1367	1884	2446	—
		1	—	2,9	—	6,0	—	9,0	12,4	16,1	—
		?	—	100	—	13	—	10	6	8	—
[n]	ein	142	326	—	765	—	—	—	—	—	—
		1	2,3	—	5,4	—	—	—	—	—	—
		?	36	—	3	—	—	—	—	—	—
[m]	im	116	197(?)	583	—	1159	—	—	—	—	—
		1	1,7	4,6	—	10,0	—	—	—	—	—
		?	47	5	—	2	—	—	—	—	—
[ə̃]	Herrn	129	232	656	875	—	1826	—	—	—	—
		1	1,8	5,1	6,8	—	10,3	—	—	—	—
		?	70	8	5	—	6	—	—	—	—

Diese Resultate stimmen auf das genaueste mit den Resultaten von Hermann überein; nur hat er alles zusammengeworfen und einen charakteristischen Ton für [a] zwischen c^2 und gis^2 angegeben. Hier sehen wir, dafs in jedem Fall der Ton bei 500 auftritt, während bei einer Person eine zweite bei 750 auch vorhanden ist. Da nach den Versuchen von Hermann sowie auch von Samoljoff ein [a] ohne den tieferen Ton und er hier ohne der höheren vorhanden sein kann, müssen wir schliefsen, dafs zum Wesen des [a] ein oder zwei zwischen ais^1 und gis^2 gelegenen Töne hervorgebracht werden müssen.

Noch ein gemeinsamer Ton kommt in der Nähe von 1000 vor. Weitere Partiale von übereinstimmender Tonhöhe finden wir bei [a] nicht. Wir schliefsen also hieraus, dafs nur die niederen Resonanztöne für das [a] wesentlich sind.

Die Unterschiede zwischen den verschiedenen Resultaten für das [a] rühren von den verschiedenen Nuancen her. Ein Blick auf die Resultate für [ɔ] und [o] zeigt, dafs in vielen Fällen ein Ton in der Nähe von 450 vorkommt. Der niedrigerer Ton von [a] deutet also ein Hinüberklingen nach [ɔ] an.

In den Resultaten für [a] bemerken wir etwas eigentümliches. Bei [a] in »deinen« sind die Partiale fast genau in den Verhältnissen 1 : 2 : 4 : 6 : 8 : 10 : 12 : 14 : 16 vorhanden; die Partiale sind also harmonisch zum Stimmton. Bei [a] in »Augen« finden wir ganz genau die Verhältnisse 1 : 2 : 4 : 6 : 8 : 10 : 12 : 14, und bei [a] in »kann« 1 : 3 : 6 : 9. Solche Vokale müssen besonders musikalisch klingen.

Bei den anderen Vokalen kommen solche harmonische Verhältnisse nur für die höheren Partialen vor. Da die niedrigen Partiale für den Vokal [a] wesentlich, die höheren unwesentlich sind, müssen wir zu dem Schlufs kommen, dafs harmonische Verhältnisse zwischen den Partialen und dem Stimmton für den Vokalklang im allgemeinen unwesentlich sind. Diese Verhältnisse scheinen aber in bestimmten Vokalen besonders deutlich hervorzutreten. Vielleicht ist dies ein Grund, warum solche Vokale beim Singen bevorzugt werden. Sie sind auch die einzigen (namentlich [u], [o], [a]), welche mittelst Apparate künstlich erzeugt werden können.

Bei der Betrachtung von [ɔ] und [o] bemerken wir zuerst, dafs das kurze [o] in »von« zwei starke Töne 476 und 785 aufweist, was eine Ähnlichkeit mit [a] andeutet. Der stärkste Ton 476, etwa b^1, fällt mit der Angabe Hermanns über kurzes [o] — nämlich b^1—cis^2 — zusammen. Die Ähnlichkeit mit [a] in vielen Fällen des kurzen [o] im Englischen ist vielfach behauptet worden; ähnliche Beobachtungen im Deutschen sind mir nicht bekannt.

Die zwei aus verschiedenen Phasen des [ɔ] in »Nord-« analysierten Wellen weisen vollkommen verschiedene Partiale auf. Bei der ersten sind die zwei Hauptpartiale fast identisch mit den ersten zwei Partialen von [a] in »Augen« und auch eine Annäherung an den Partialen für [a] in »einsam«. Wir dürfen wohl behaupten, dafs diese Phase einen [a]-ähnlichen Klang hat. Die zweite Phase dagegen weicht entschieden vom [a]-Typus ab.

Dem [o] in »vorge-« fehlt der in [a] immer vorhandene Ton um 500; der Hauptpartiale 264 ist allein sehr stark.

Wenn wir diese Fälle von [a], [ɔ] und [o] vergleichen, dürfen wir wohl die Vermutungen aussprechen, dafs für den [a]-Klang der Ton um 500 wesentlich ist, dafs, wenn ein Ton um 200 sich hinzugesellt, der [a] eine Nuance nach [o] bekommt, und dafs dies auch vielleicht durch den Ton um 750 verstärkt wird.

Das hier vorliegende Material für die übrigen Laute ist sehr beschränkt. Bei [ʊ] in »Augen« liegt ein einziger sehr starker Ton bei etwa 350 vor, also in der Nähe von f^1; ein schwächerer Ton befindet sich bei 700, also etwa f^2. Für [u] gibt Hermann zwei Töne, c^1—f^1 und d^2—e^2 an; für den verwandten [ʊ]-Laut liegen keine Messungen vor.

Bei [ə] in »baum« finden wir nur einen starken Partialton, nämlich bei 600 oder dis^2. Eine Ähnlichkeit mit dem soeben besprochenen [ʊ] wäre zu erwarten; sie fehlt aber vollständig. Den Vokal bezeichnen wir mit [ə], da keine Vergleichsresultate vorliegen.

III. Theorie der Vokale.

Nach der Obertontheorie von Grafsmann[1]) und Helmholtz[2]) entsteht ein Vokal nach demselben Prinzip wie die Töne einiger Musikinstrumente. In dem Tone einer schwingenden Saite ist eine harmonische Reihe von Teiltönen vorhanden, nämlich der erste, zweite, dritte ... Partialton, welche Schwingungszahlen in den Verhältnissen 1 : 2 : 3 ... haben. Wenn man einen Messingresonator vor eine Saite hält, kann man denjenigen Partialton verstärken, welcher dem Eigenton des Resonators entspricht. Nach diesem Prinzip mufs ein Vokal entstehen, wenn man geeignete Resonatoren vor die schwingende Saite hält. Für jeden Vokal sind die Resonatoren verschieden zu wählen. Jeder Resonator mufs aber immer in seinem Eigenton mit irgendeinem Partialton der Saite übereinstimmen; sonst spricht er nicht an. Es ist aber bisher niemand gelungen, einen Apparat nach diesem Prinzip zu konstruieren, welcher die Vokallaute aufser [u], [o] und [a] wirklich gut erzeugte.

Die Vokalkurven liefern den endgültigen Beweis, dafs diese Theorie nicht richtig sein kann. Schon Donders[3]) hat beobachtet, dafs die Form der Wellengruppe mit der Höhe des Stimmtons sich ändert, was nicht der Fall wäre, wenn die Vokaltöne bestimmte Partialtöne wären.

Bei seinen genauen Kurven fand Hermann[4]) nach den Analysen, dafs die Vokaltöne fast immer unharmonisch zum

---

1) Grafsmann, Leitfaden der Akustik, Prog. d. Stett. Gymn., 1854; Über die physikalische Natur der Sprachlaute, Ann. d. Phys. u. Chem. 1877, I., p. 606.

2) Helmholtz, Über die Vokale. Arch. f. d. holl. Beitr. z. Natur- u. Heilk. 1857, I., S. 354. Über die Klangfarbe der Vokale. Ann. d. Phys. u. Chem. 1859, CVIII., S. 280; Ges. wiss. Abhandl. I., S. 395, Leipzig 1882. Die Lehre von den Tonempfindungen, 5. Aufl., S. 168, Braunschweig 1896.

3) Donders, Zur Klangfarbe der Vokale. Ann. d. Phys. u. Chemie 1864, CXXXIII., S. 528.

4) Hermann, Archiv f. d. ges. Physiol. 1889, XLV., S. 582; 1890, XLVII., S. 44; 1890, XLVII., S. 347; 1890, XLVIII., S. 181, 543; 1893, LIII., S. 1; 1894, LVIII., S. 264; 1895, LXI., S. 169.

Stimmton sind. Bei meinen Analysen ist dies auch gewöhnlich der Fall.

Noch ein Einwand gegen die Helmholtzsche Theorie ist aus den Sprachkurven herauszulesen. Nach der Theorie ist ein Vokal die Summe einer harmonischen Reihe von Sinusschwingungen. Da der erste Partialton (der eigentliche Stimmton) beim Sprechen immer der stärkste ist, müfste dieses Element nach der Theorie in der registrierten Kurve deutlich vorhanden sein. Spuren eines solchen ersten Partialtones findet man in einzelnen Kurven (z. B. [n] Z. 20 auf Tafel I, [n] und [m] Z. 2, 4, 10, 16, 18 auf Tafel II). Meistens aber fängt jede Wellengruppe mit stärkeren Schwingungen an, welche mehr oder minder schnell ausklingen. Besonders schlagend erscheint das Fehlen des ersten Partialtones in einigen Kurven eines amerikanischen [a] (Fig. 48), worin keine

Fig. 48. Wellen aus einer Vokalkurve für [a].

Spur eines die ganze Periode ausfüllenden ersten Partialtones sich zeigt. Aufserdem ist ganz deutlich zu sehen, dafs sie von stofsähnlichen, abklingenden Schwingungen erzeugt sein müfsten, und unmöglich von einfachen harmonischen Sinusschwingungen herrühren können. Richtige Vokalkurven sind sie, da sie den Vokallaut vollkommen klar wiedergeben.

Nicht nur in solchen Kurven sondern auch in anderen, durch das Auge nicht erkennbaren Fällen beweist die harmonische Analyse, dafs der erste Partialton gewöhnlich sehr schwach ist.[1])

Aus dem Gesagten müssen wir schliefsen, dafs die Helmholtzsche Theorie, nach welcher die Vokale Summen von verstärkten Obertönen sind, als unvereinbar mit den mittels Vokalkurven konstatierten Tatsachen sich erwiesen hat.

Physiologisch erfordert diese Theorie einen Schwingungsmechanismus, welcher Partialtöne erzeugt. In der Tat glaubte

1) Hermann, Scripture, wie oben angeführt.

Helmholtz, dafs die Stimmlippen wie Membranen schwingen; andere haben mehr an schwingende Saiten gedacht. Die Stimmlippen aber zeigen nicht die entfernteste Ähnlichkeit mit solchen Gebilden. Sie sind dicke Muskelmassen, welche nicht nur zwischen zwei Stützpunkten, sondern auch auf einer Seite in ihrer ganzen Länge befestigt sind. Wie eine Membrane können sie nicht schwingen. Der Vergleich mit einer schwingenden Saite ist nicht zutreffend. Man denkt sich vielleicht das Ligamentum vocale als eine gespannte Saite. Nehmen wir einen solchen Vergleich vorläufig an; dann müssen wir in Betracht ziehen, dafs das Ligament seiner ganzen Länge nach mit einer Muskelmasse beladen ist. Man schneide eine Muskelplatte aus und ziehe eine Violinsaite einer Kante entlang; dann spanne man die Saite zwischen zwei Stützpunkten; aufserdem befestige man die andere Kante der Muskelplatte. Eine solche Einrichtung läfst sich nicht mit den schwingenden Saiten vergleichen. Wir schliefsen also, dafs, selbst wenn wir das Vorhandensein eines besonders entwickelten Ligamentum vocale in jeder Stimmlippe annehmen, wir notwendig folgern müssen, dafs die angehängte Muskelmasse jede Schwingung nach Art einer freien Saite ausschliefsen müfste. Aber tatsächlich ist ein solches scharf abgegrenztes Ligament nicht vorhanden, sondern nur fibröse Stränge, welche den Conus elasticus verstärken; es fehlt also jede Möglichkeit einer Saitenschwingung.

Die Helmholtzsche Theorie also, nach welcher die Schwingungen der Stimmlippen nach der Art von Membranen oder Saiten geschehen, scheitert an einer physiologischen Unmöglichkeit.

Das Grundprinzip einer neuen Theorie findet sich schon bei Willis.[1]) Der Stimmton soll aus einer Reihe von plötzlichen Luftstöfsen bestehen, wie bei einer Locksirene; je öfter die Stöfse kommen, desto höher der Ton; das Stofsintervall entspricht also der Periode des Stimmtones. Jeder Stofs nun setzt die Luft in den Resonanzräumen in Schwingungen; wir bekommen also mit jedem

---

1) Willis, On vowel sounds, and on reed-organ pipes. Trans. Camb. Phil. Soc. 1830, III., 231; also in Ann. d. Phys. u. Chem. 1832, XXIV., 397.

Stofs einen Vokalklang. Die verschiedenen Vokalklänge werden durch verschiedene Resonanzeinstellungen hervorgebracht. Der Vokal ist also bei einem einzelnen Stofs schon da. Nun kann der Stofs beliebig oft wiederholt werden; der Stimmton kann also höher oder tiefer werden und zwar bei jeder beliebigen Stellung der Resonanzräume. Die zwei Faktoren — Höhe des Stimmtones und Charakter des Vokals — sind also voneinander ganz unabhängig.

Ohne Kenntnis zu haben von der Willisschen Theorie hat Hermann mittels seiner Kurvenanalysen gezeigt: 1. dafs die Vokaltöne unabhängig vom Stimmton sein können, und 2. dafs der Stimmton aus einer Reihe von plötzlichen Luftstöfsen wie bei einer Locksirene entstehen kann. Er hat also die Richtigkeit der Willisschen Theorie endgültig bewiesen, und die Obertontheorie kann hiermit als abgetan gelten.

Physiologisch läfst sich diese Theorie gut begründen. Man sehe nur einen Durchschnitt durch die Stimmlippen an. Sie sind Muskelmassen, welche miteinander in Berührung gebracht werden. Durch den Luftdruck von unten werden sie seitwärts voneinander durch Kompression und Biegung momentan entfernt; nach dem Luftstofs fallen sie wieder zusammen. Die einfache, sich von selbst ergebende Erklärung der Wirkungsweise der Stimmlippen ist durch die Versuche Ewalds mit Froschmuskeln[1]) und die laryngostroboskopischen Beobachtungen Museholds[2]) bestätigt worden.

Von dieser Theorie ausgehend habe ich Versuche gemacht, die Vokale künstlich zu erzeugen[3]). Die Luftstöfse ahmte ich mittels aufschlagender Zungen aus Metall, Holz, usw. nach. Es wurden Resonatoren aus Metall, Kartoffel, Gummi usw. auf der Pfeife aufgestellt. Die Laute [u] [o] und [a] liefsen sich leicht in beliebigen

1) Ewald, Physiologie des Kehlkopfs. Heymanns Handb. d. Laryng. u. Rhin., I., S. 181. Wien 1898.

2) Musehold, Stroboskopische u. photograph. Studien üb. d. Stellung d. Stimmlippen in Brust- u. Falsettregister. Archiv f. Laryng. 1898, VII., 1.

3) Scripture, Report on the construction of a vowel organ. Smithsonian Misc. Collect. 1905, XLVII, p. 360.

Nüancen hervorbringen; die anderen aber nicht. In Erwägung, dafs die Mundwände meistenteils weich sind — also grofse Dämpfung zeigen — habe ich Resonatoren mittels auf Drahtformen befestigter Watte konstruiert; wenn diese mit Wasser durchtränkt wurden, stellten sie Resonatoren, die ganz zutreffend »Wasserresonatoren« zu nennen sind. Ein solcher Resonator antwortet nicht wie ein Messingresonator auf einen bestimmten Ton, sondern auf eine ganze Tonstrecke. Der Ton bekommt dabei einen eigentümlichen Vokalcharakter.

Es läfst sich jetzt eine vollständige Vokaltheorie aus den bekannten Verhältnissen im Kehlkopf und Mund entwickeln.

Wenn eine gute Stimmgabel in Schwingung gesetzt und dann sich selbst überlassen wird, so macht sie Bewegungen, welche nur von ihrer Elastizität und Reibung bestimmt werden. Sehen wir vorläufig von der Reibung ab, so haben wir die Bewegungsgleichung:

$$m \frac{d^2 y}{d t^2} = -s y,$$

deren Lösung

$$y = a \cdot \sin\left(\sqrt{\frac{s}{m}} \cdot t - q\right) \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (1)$$

ist. Die Amplitude a hängt von der der Gabel erteilten Energie ab, die Schwingungszahl $\sqrt{\frac{s}{m}}$ in 2π Sekunden von der Elastizität s und der Masse m.

Wenn wir die Reibung berücksichtigen, müssen wir das entsprechende Glied in die Bewegungsgleichung einführen; wir bekommen also

$$m \frac{d^2 y}{d t^2} = -s y - b \frac{d y}{d t},$$

deren Lösung

$$y = a \cdot e^{-\frac{b}{2m} t} \cdot \sin\left(\sqrt{\frac{s}{m} - \frac{b^2}{4 m^2}} \cdot t - q\right) \quad . \quad . \quad (2)$$

ist. Die Schwingungszahl hängt hier auch von der Reibung ab.

Setzen wir der Einfachheit halber $k = \sqrt{\frac{s}{m}}$, $\varepsilon = \frac{b}{2m}$ und $q = 0$, so haben wir statt (1) und (2)

$$y = a \cdot \sin p t \quad \dots \dots \dots \quad (3)$$

$$y = a \cdot e^{-\varepsilon t} \cdot \sin (\sqrt{k^2 - \varepsilon^2} \cdot t) \quad \dots \quad (4)$$

als Gleichungen für Schwingungen ohne und mit Reibung.

Eine solche gedämpfte Schwingung (4) mit $q = \frac{\pi}{2}$ stellt die Kurve in Fig. 1 dar. Die Amplitude hat bei $t = 0$ sein Maximum a, bei jeder folgenden Halbschwingung ist die Maximalelongation kleiner und zwar in dem Verhältniss $e^{-\varepsilon t}$ (»logarithmisches Dekrement«). Wenn keine Dämpfung vorhanden wäre ($\varepsilon = 0$), würde die Maximalelongation immer den Wert a haben, und die Kurve sich auf (3) reduzieren. Die Dämpfung hat auch einen Einfluſs auf die Periode und zwar wird die Periode $\sqrt{k^2 - \varepsilon^2}$ kleiner mit steigender Dämpfung.

Betrachten wir den Fall, daſs eine Sinusschwingung dauernd auf einen Resonator wirkt; wie etwa, wenn eine schwingende Gabel vor einen Resonator gehalten wird. Die Bewegungsgleichung ist

$$m \frac{d^2 y}{d t^2} = - s y - b \frac{d y}{d t} + a \cdot \sin p t$$

und wir erhalten die Schwingungen

$$y = \frac{a}{\sqrt{(k^2 - p^2)^2 + 4 p^2 \varepsilon^2}} \sin (p t - q_1)$$

$$+ R \cdot e^{-\varepsilon t} \cdot \sin (\sqrt{k^2 - \varepsilon^2} \cdot t - q_2) \quad \dots \dots \quad (5)$$

Das erste Glied stellt die erzwungene Schwingung dar; sie dauert fort, solange die erregende Schwingung einwirkt; ihre Amplitude

$$H = \frac{a}{\sqrt{(k^2 - p^2)^2 + 4 p^2 \varepsilon^2}} \quad \dots \dots \quad (6)$$

hängt von dem Verhältnis zwischen einwirkender Schwingung und dem Eigenton des Resonators, sowie auch von der Dämpfung ab. Bei geringer Dämpfung (ε klein) hängt H wesentlich von k und p ab. Wenn der Unterschied klein ist, d. h. die zwei

Töne dieselbe Höhe haben, wird k^2-p^2 kleiner und H grofs; der Resonator »spricht an« bei annähernd gleichem Ton. Je gröfser aber der Unterschied, desto kleiner wird H; der Resonator antwortet nicht auf Töne, welche vom Eigenton entfernt sind. Nach der Obertontheorie mufs die Dämpfung klein sein; aus der Reihe von Teilschwingungen mufs irgendein p mit k übereinstimmen.

Wenn die Dämpfung grofs ist, hat der Unterschied k^2-p^2 weniger Bedeutung; die Amplitude H hängt wesentlich von der Dämpfung ε und der Schwingungszahl p ab. Es spricht also der Resonator eine ganze Strecke von Tönen an (bis k^2-p^2 auch grofs wird); die Strecke wird um so gröfser je gröfser die Dämpfung. Die Wasserresonatoren besitzen sehr ausgedehnte Resonanzstrecken. Ganz abgesehen von der Gröfse des Wasserresonators bekommt man von jedem einzelnen einen Klang bei fast jedem Ton im Bereich mehrerer Oktaven.

Da die Vokalräume wie die Wasserresonatoren auch sehr gedämpft sind, können sie auf einer grofsen Strecke von Tonhöhen antworten. Das finden wir nun tatsächlich beim Singen und Sprechen; innerhalb eines ganzen Tonbereiches bringen wir jeden Vokal ganz unabhängig von der Tonhöhe zustande.

Das zweite Glied von (5) stellt die Eigenschwingungen des Resonators da. Ihre Maximalamplitude R hängt von der dem Resonator erteilten Energie, also mitunter von a, ab; sie vermindert sich mehr oder minder schnell je nach der Gröfse ε. Die Schwingungszahl entspricht dem Eigenton des Resonators; sie ist unabhängig von p. Da das zweite Glied den Faktor $e^{-\varepsilon t}$ enthält, so verschwinden diese Eigenschwingungen mehr oder minder bald, während die dem ersten Glied entsprechenden Schwingungen konstant fortdauern.

Bei kleiner Dämpfung bekommt man — wenn k und p nur wenig verschieden sind (z. B. eine fortklingende Gabel vor einem Messingresonator) — zwei Töne: einen fortdauernden starken von der Höhe des Stimmgabeltons und einen bald verschwindenden von der Höhe des Resonatortons. Im ersten Augenblick kann man oft die beiden Töne ev. Schwebungen hören.

Bei grofser Dämpfung bekommt man in einem solchen Fall zwei Töne: einen schwachen, fortdauernden Stimmgabelton und einen verschwindenden Resonatorton. Der Unterschied zwischen den zwei Tönen kann sehr grofs sein, ohne das Resultat wesentlich zu ändern.

Betrachten wir jetzt die Stimmbandschwingungen.

Eine einfache Sinusbewegung der Stimmlippen darf man nicht voraussetzen; selbst wenn dies der Fall wäre, müfste man zuvor die allgemeinere Annahme machen, dafs die von den Stimmlippen herrührenden Stöfse einen beliebigen Grad der Plötzlichkeit zeigen können. Einfache Sinusschwingungen werden dann in dem Fall vorkommen, wo die Plötzlichkeit auf Null reduziert wird.

Man könnte auf den Gedanken kommen, den Vokalapparat mit einer Zungenpfeife zu vergleichen. Die Bewegung der Zunge kommt dadurch zustande, dafs, wenn sie in die Gleichgewichtslage durch ihre elastische Kraft zurückgebracht wird, sie durch den nach dem Sinus der Zeit periodisch wechselnden Druck in der Pfeife wieder entfernt wird. Die Schwingungen werden unterhalten dadurch, dafs regelmäfsig eine kleine Menge Luft hineingedrängt wird, deren Ausdehnung einen gröfseren Betrag lebendiger Kraft erzeugt, als durch ihren Widerstand gegen die Verdichtung verloren geht.[1]) Wesentlich ist das Ansatzrohr, ohne welches die Schwingungen nicht zustande kommen. Das Ansatzrohr mufs aber einen oder mehrere Eigentöne haben, und die Zunge schwingt nur mit der Periode eines dieser Eigentöne. Die Stimmlippen schwingen aber in beliebiger Periode; wie wir oben in den Vokalkurven gesehen haben, ändert sich die Periode von einer Schwingung zur nächsten. Dies würde eine unendliche Anzahl Resonatoren erfordern. Diese besitzt unser Vokalapparat nicht, und den Vergleich mit einer Zungenpfeife müssen wir deshalb aufgeben.

Noch ein anderer Vergleich ist möglich, nämlich mit einem akustischen (oder elektrischen) Unterbrechungsapparat. Wenn man

---

1) **Helmholtz**, Lehre von den Tonempfindungen, Beilage VII., 624.

eine aufschlagende Zunge ohne Ansatzrohr anbläst, bekommt man einen Ton, welcher aus einer Reihe plötzlicher Luftstöſse besteht. Der Vorgang wird folgendermaſsen gedeutet. Durch den Luftdruck wird die Zunge aus der Gleichgewichtslage entfernt, dadurch entweicht ein Teil der Luft, der Druck wird schwächer, die Zunge findet bei ihrer Rückkehr geringeren Widerstand und verschlieſst (ev. verengert) die Öffnung; der Luftdruck steigt und der Vorgang wiederholt sich usw. Es entstehen dadurch eine Reihe mehr oder minder plötzlicher Luftstöſse. Die Schwingungszahl hängt von der Elastizität und Masse der Zunge ab.

Bei aufschlagenden Zungen steigt der Druck schnell in die Höhe und senkt sich dann mehr oder minder plötzlich. Einen solchen Vorgang kann man bequem als eine Schwingungsbewegung auffassen, wobei die Periode aus der inneren Spannung, und die Plötzlichkeit des Einsetzens und Verschwindens aus gröſseren Widerständen abzuleiten sind. Die Bewegungsgleichung ist also wie oben (S. 298), und die Lösung ist in Gl. (4) gegeben. Hier wollen wir aber den Dämpfungsfaktor als sehr groſs annehmen und das Ganze auf die Luftstöſse vom Kehlkopf beziehen. Statt ε setzen wir daher Θ, um dies anzudeuten. Da wir von dem Verhältnis zwischen Reibung und Elastizität hier keinen Gebrauch machen, setzen wir einfach p für die Periode. Wir bekommen also vom Kehlkopf Luftstöſse von der Form

$$y = a \cdot e^{-\Theta t} \cdot \sin p t \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (7)$$

Der Einfluſs eines solchen Stoſses auf die Vokalresonanzräume ist jetzt zu untersuchen.

Die Bewegungsgleichung ist

$$m \frac{d^2 y}{d t^2} = -s y - b \frac{d y}{d t} + a \cdot e^{-\Theta t} \cdot \sin p t \quad .$$

deren Lösung[1])

$$y = \frac{a}{m \sqrt{(k^2 - p^2 + \Theta^2 - 2 \Theta \varepsilon)^2 + 4 p^2 (\Theta - \varepsilon)^2}} e^{-\Theta t} \cdot \sin (p t - q)$$
$$+ R \cdot e^{-\varepsilon t} \cdot \sin (\sqrt{k^2 - \varepsilon^2} \cdot t - q') \quad . \quad . \quad . \quad (8)$$

1) Researches in Experimental Phonetics (Carnegie Institution). Washington 1906.

Das erste Element ist die erzwungene Schwingung; sie hat die Periode p der einwirkenden Kraft (d. h. das Interval vom einem Stimmstofs bis zum nächsten). Die Amplitude hängt ab von der Amplitude a der einwirkenden Schwingung, von der Masse m des Systems, von den Perioden p und k, von der Plötzlichkeit Θ der einwirkenden Schwingungen, von der Reibung ε des Systems und vom Unterschied zwischen den beiden letzten Faktoren. Die Amplitude am Anfang vermindert sich entsprechend Θ mehr oder minder schnell. Wenn der Stofs sehr plötzlich ist (Θ grofs), ist dieser Faktor im Resultat nicht ausschlaggebend, und die einwirkende Schwingung erscheint nur als eine momentane Modifikation am Anfang.

Das zweite Element ist die Schwingung des Resonanzraumes, welche vom Stofs erregt wird und dann sich selbst überlassen bleibt.

Die Gleichung (8) genügt zum Ausdruck der Einwirkung eines einzelnen Stimmstofses von mehr oder minder grofser Plötzlichkeit auf einen einzelnen Vokalraum. Für die Einwirkung des Stofses auf das Hohlraumsystem müssen wir eine Summe aus solchen Gleichungen bilden. Um dies anzudeuten, setzen wir das Summenzeichen vor jedem Glied in (8).

Wir bekommen also als die Gleichung für eine Welle eines Vokals

$$y = \Sigma \frac{a}{m\sqrt{(k^2 - p^2 + \Theta^2 - 2\,\Theta\,\varepsilon)^2 + 4\,p^2\,(\Theta - \varepsilon)^2}}\, e^{-\Theta t} \cdot \sin(pt - q)$$
$$+ \Sigma R \cdot e^{-\varepsilon t} \cdot \sin(\sqrt{k^2 - \varepsilon^2} \cdot t - q') \quad . \; . \; . \; . \; . \quad (9)$$

Das erste Glied stellt den eigentlichen Stimmton dar. Je nach der Beschaffenheit der Bewegung der Stimmlippen — mehr oder minder plötzlich usw. — erhält das erste Glied seine Beschaffenheit; es drückt also den Charakter der Bewegung an den Stimmlippen aus. Das zweite Element ist der mathematische Ausdruck für die Luftbewegung des Vokals; es stellt also den eigentlichen Vokalklang dar.

Die hier entwickelte Theorie, welche dem Grundgedanken von Willis entspricht, und welche durch die Vokalkurven von

Hermann und von mir als bewiesen angesehen werden dürfte, ist mit der Wheatstone-Grafsmann-Helmholtzschen Theorie vollständig unvereinbar. Merkwürdig ist es, dafs Helmholtz sagt[1]: »Willis' Beschreibung der Schallbewegung bei den Vokalen trifft jedenfalls mit der Wirklichkeit ziemlich nahe zusammen; aber sie gibt nur die Art und Weise an, wie die Bewegung in der Luft geschieht, und nicht die entsprechende Reaktion des Ohres gegen diese Bewegung.« Helmholtz gibt also hier zu, dafs die Willissche Theorie von der Ähnlichkeit der Stimmlippen mit aufschlagenden Zungen, von dem stofsähnlichen Impuls vom Kehlkopf und von der Unabhängigkeit der Vokaltöne vom Kehlton richtig sei; trotzdem entwickelt er eine Theorie, bei welcher die Stimmbänder die Rolle membranöser Zungen spielen[2], die Mundhöhle ein Resonator mit festen Wänden sein soll[3] usw. — eine Theorie, welche mit den Willisschen Anschauungen im Widerspruch steht. Das geschah alles, weil er glaubte, dafs diese Obertontheorie allein mit seiner Empfindungstheorie vereinbar sei.

Nach seiner Theorie des Hörens sollen nämlich die Fasern der Hörschnecke eine Luftbewegung in Teiltöne analysieren. Wie wir gesehen haben (S. 287), kann jede beliebige Kurve in eine harmonische Reihe von Sinuskomponenten zerlegt werden. Auch kann ein periodisch wiederholter Luftstofs von geeigneter Form eine Reihe von Resonatoren zum Ansprechen bringen. Seine Hörtheorie stimmt ebensogut mit der Luftstofstheorie wie mit der Obertontheorie der Vokale. Dies darf aber nicht so verstanden werden, dafs das Resultat für die Gültigkeit der Helmholtzschen Hörtheorie spricht. Die Luftstofstheorie der Vokale steht einfach als eine Tatsache da, mit welcher jede Hörtheorie rechnen mufs.

Der Resonanztheorie stehen gewisse Schwierigkeiten entgegen. Die Fasern der Membrana basilaris sind sehr stark gedämpft.

1) Helmholtz, Lehre von den Tonempfindungen. 5. Aufl. S. 191. Braunschweig 1896.

2) Helmholtz, Lehre von den Tonempfindungen, S. 162.

3) Ebenda, S. 186.

Erstens befinden sie sich ja in einer Flüssigkeit, welche an sich schon jede Eigenschwingung schnell zum Verschwinden bringt. Zweitens liegt die Membrana tectoria als besonderer Dämpfungsapparat oben auf. Drittens sind sie mit Massen organischer Gewebe (Cortisches Organ) belastet. Viertens sind sie feuchte, weiche, organische Gebilde, nämlich Bindegewebsstränge, welche keine Ähnlichkeit mit Metall- oder Katgutsaiten zeigen. Endlich sind sie überhaupt keine selbständigen Stränge, sondern blofs verstärkende Fasern einer Membrane. Es ist vollkommen unmöglich, dafs sie wie Messingresonatoren oder Pianosaiten ganz exakt auf bestimmte Töne reagieren; viel eher wäre ein Vergleich mit Wasserresonatoren am Platz, wobei jede Faser auf ein ganzes Tonbereich antworten würde.

Wie kommen nun die Tonempfindungen in der Schnecke zustande? Bleiben wir bei dem Vergleich mit den Wasserresonatoren mit starker Dämpfung. Ein solcher Resonator reagiert auf eine ganze Strecke von Tönen; umgekehrt reagiert auf einen Ton eine ganze Reihe solcher Resonatoren. Nun lassen wir den Ton von einer Gabel mit 100 Schwingungen auf das Ohr einwirken; eine bestimmte Reihe von Fasern — oder besser eine bestimmte Strecke der Membran — reagiert. Die hierdurch entstehenden Nervenimpulse kommen als ein bestimmter Ton zum Bewufstsein. Jetzt lassen wir den Ton 150 einwirken; eine teilweise verschiedene Strecke der Membrane reagiert; die Nervenimpulse erzeugen die Empfindung eines anderen Tones. Jeder Ton also erregt eine Strecke der Basilarmembran. Die Strecken sind nicht notwendig voneinander vollständig verschieden; zwei benachbarte Töne werden Strecken erregen, welche teilweise zusammenfallen. Aber mit jeder Verschiedenheit bekommen wir einen anderen Eindruck in Bezug auf die Tonhöhe.

Dieses Grundprinzip hat Helmholtz auch verwertet[1]), aber damit verschwindet die Analogie zwischen der Fourierschen Analyse und der Resonanztheorie. Bei der ersten wird die Bewegung in einfache Sinusschwingungen zerlegt, bei der anderen

1) Lehre v. d. Tonempfindungen, S. 243.

in gedämpfte Schwingungen. Aber gerade dadurch wird eine Hörtheorie gewonnen, welche der hier entwickelten Vokaltheorie vollkommen analog ist. Nach dieser Vokaltheorie ist ein Vokal die Summe einer Anzahl stark gedämpfter Schwingungen, deren Perioden zueinander in jedem Verhältnis (also harmonisch oder unharmonisch) stehen dürfen; nach der entsprechenden Hörtheorie wird eine Schallwelle in eine Anzahl stark gedämpfter Schwingungen zerlegt, deren Perioden von den anatomischen Verhältnissen in der Schnecke abhängen und in jedem Verhältnis zueinander stehen dürfen.

Die hier entwickelte Vokaltheorie gibt die Weise an, wie die Vokale im allgemeinen erzeugt werden; jetzt haben wir die zwei Komponente — die Stimmlippenbewegung und die Vokalresonanzen — speziell zu betrachten.

Die Stimmlippen können als abgerundete Wülste einander genähert werden, wobei sie ganz weiche Töne hervorbringen. Nehmen wir an, dafs die Stimmlippen in einem solchen extremen Fall einfache Sinusbewegungen ausführen; wir erhalten dann einen Ton, welcher demjenigen einer Stimmgabel oder einer angeblasenen Hohlkugel ähnlich ist. Hier ist $\Theta = 0$ und der Ausdruck für das musikalische Element in Gl. (8) reduziert sich auf eine einfache Sinusform. Wenn die Stimmlippen nicht nach dem einfachen Sinusgesetz sich bewegen, sondern mehr ruckweise hin- und herschwingen, bekommen wir Schwingungen, bei welchen die positiven Phasen die negativen überwiegen. Schliefslich werden die Stimmlippen so fest aneinander geprefst, dafs sie bei jeder Schwingung nur kurze Zeit den Glottisspalt offen lassen, um darnach wieder zusammenzuklappen; dies erzeugt eine Reihe plötzlicher Luftstöfse. Der dadurch erzeugte Ton kann mittels einer Lochsirene nachgeahmt werden, obwohl die Nebengeräusche störend sind. Einen täuschend ähnlichen Vokalton aber gewinnt man mit einem Vox humana Mundstück (ohne aufgesetzter Pfeife), wenn man eine hölzerne Zunge und lederne Aufschlagkante gebraucht. In einem solchen Fall ist Θ sehr grofs, und zwar steigt der Wert von Θ entsprechend der Kürze des Luftstofses.

Wir müssen ferner in Betracht ziehen, dafs die Stimmlippen sich nicht wie starre Massen verhalten. Im Gegenteil geraten sie bei ihren Bewegungen in Schwingungen innerhalb ihrer Muskelmassen. Sie erzeugen also nicht nur einen Fundamentalton p in Gl. (8), sondern auch eine Reihe von höheren Tönen. Dies drücken wir in Gl. (9) mit Σ aus. Wir dürfen aber nicht ohne weiteres annehmen, dafs diese höheren Töne harmonische Obertöne sind; die inneren Schwingungen solcher weicher Muskelmassen sind ja noch unerforscht.

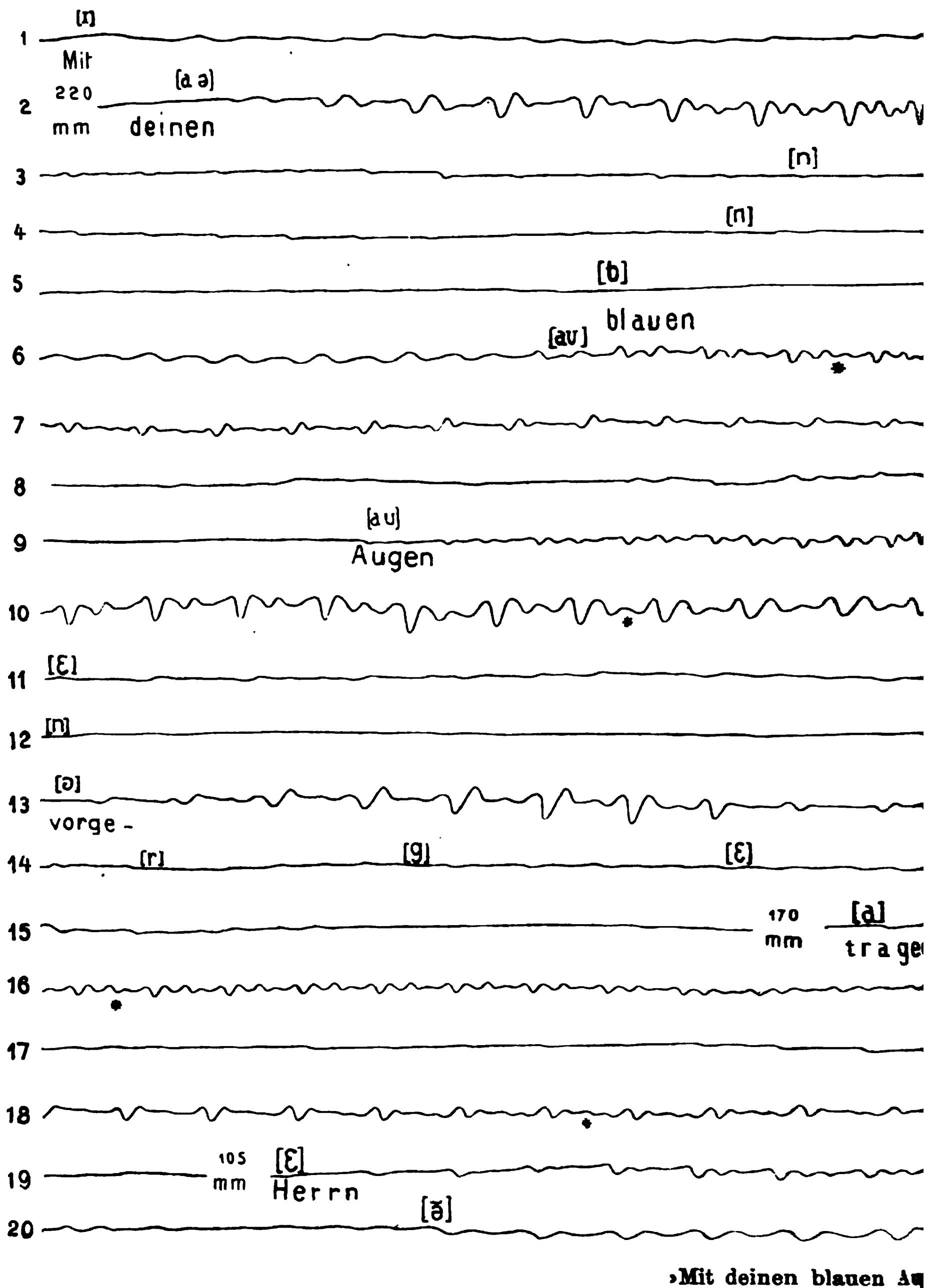
Durch die Art der Bewegung der Stimmlippen wird der musikalische Charakter des Tones bestimmt; wir dürfen also diesen Teil des gesprochenen oder gesungenen Lautes als das »musikalische« Element bezeichnen; sein Ausdruck findet sich im ersten Glied der rechten Seite in Gl. (9). Als eine Eigentümlichkeit des Sprechens haben wir oben bemerkt, dafs die Stimmlippenbewegung sich dem Charakter des Vokals anpassen kann.[1])

Die in den Resonanzräumen erzeugten Töne — also die eigentlichen Vokaltöne — dürfen nach der hier entwickelten Theorie ganz beliebige Tonhöhen besitzen und in ganz beliebigen Verhältnissen zueinander und zum Stimmton stehen. Welche Verhältnisse bei den verschiedenen Vokalen wirklich vorliegen, ist in jedem Fall durch die Vokalanalyse festzustellen.

Das für die deutsche Sprache vorliegende Material ist sehr gering; es besteht aus Analysen der gesungenen Vokalen von Hermann und den hier vorliegenden Resultaten. (Wie ich in Ch. XX meiner Elements of Experimental Phonetics gezeigt habe, führen die Untersuchungen mittels vor den Mund gehaltenen Stimmgabeln, mittels Flüsterstimme usw., zu keinen zuverlässigen Resultaten). Hermann hat für jeden Vokal nur einen oder zwei Resonanztöne ausgerechnet; die Resultate beweisen aber, dafs feste Tonhöhen in dem Vokalcharakter die Hauptrolle spielen. Meine Beobachtungen führen zu demselben Resultat. Allerdings findet Hermann für gewisse verschiedene Vokale die gleichen

1) Diesen Faktor der Vokalbildung habe ich ausführlicher in einem Aufsatz: Über das Studium der Sprachkurven, in den Ann. d. Naturphilos. 1904, Bd. 4 S. 28, behandelt.

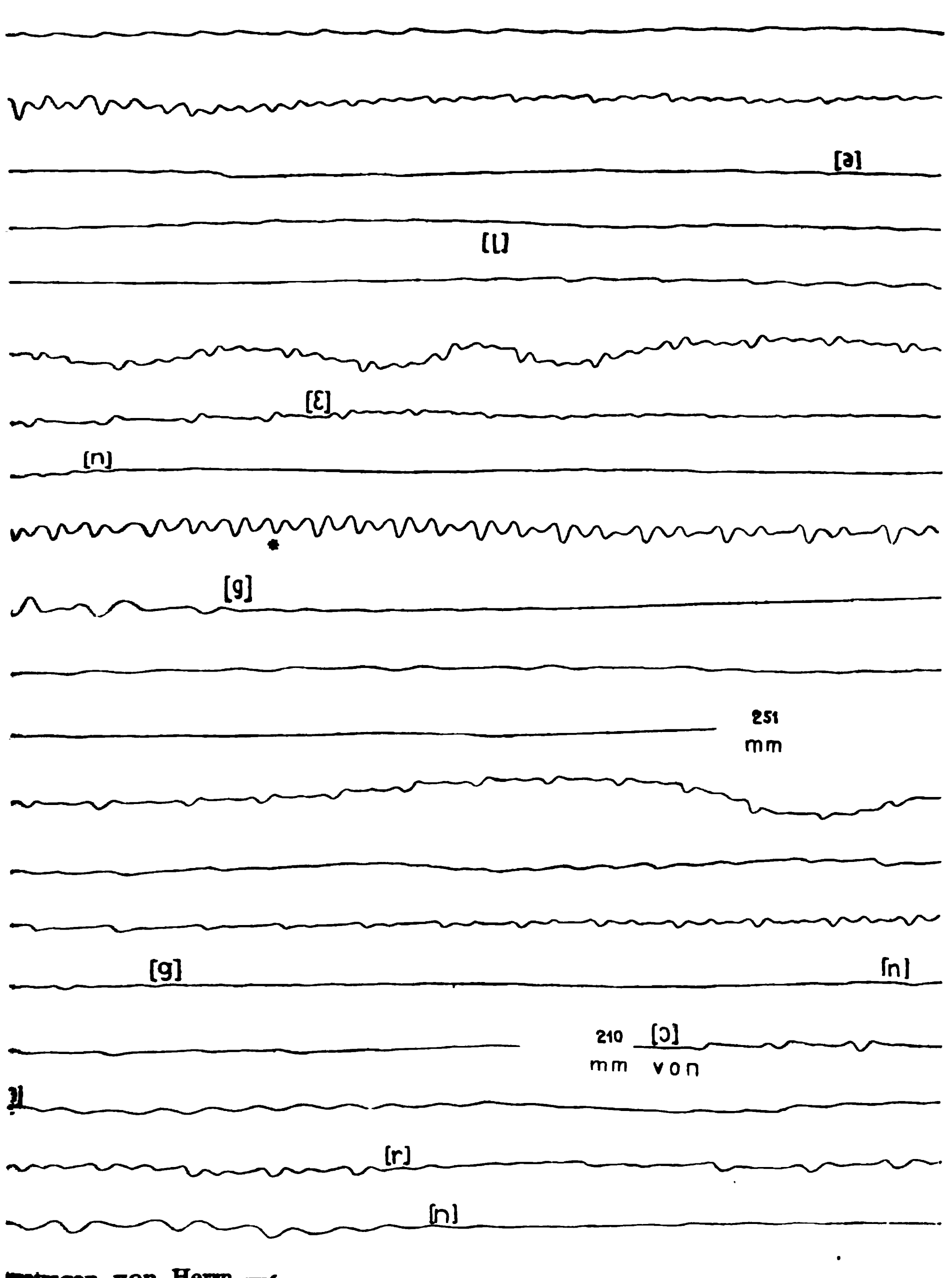
Töne, z. B. gibt er für kurze [u], [o] und [ɔ] denselben Ton an usw. Es müssen also noch andere Töne bei diesen Vokalen vorkommen, oder noch weitere Momente mitsprechen, welche die Vokale voneinander unterscheiden. Diese weiteren Momente dürfen wohl in den Verhältnissen der Vokaltöne untereinander, in ihren Verhältnissen zum Stimmton und in der Akkommodation der Qualität des Stimmtons liegen.



»Mit deinen blauen Au

(Zeitgleichung : 1 mm = 0,0007 Sek. Korrekturen:

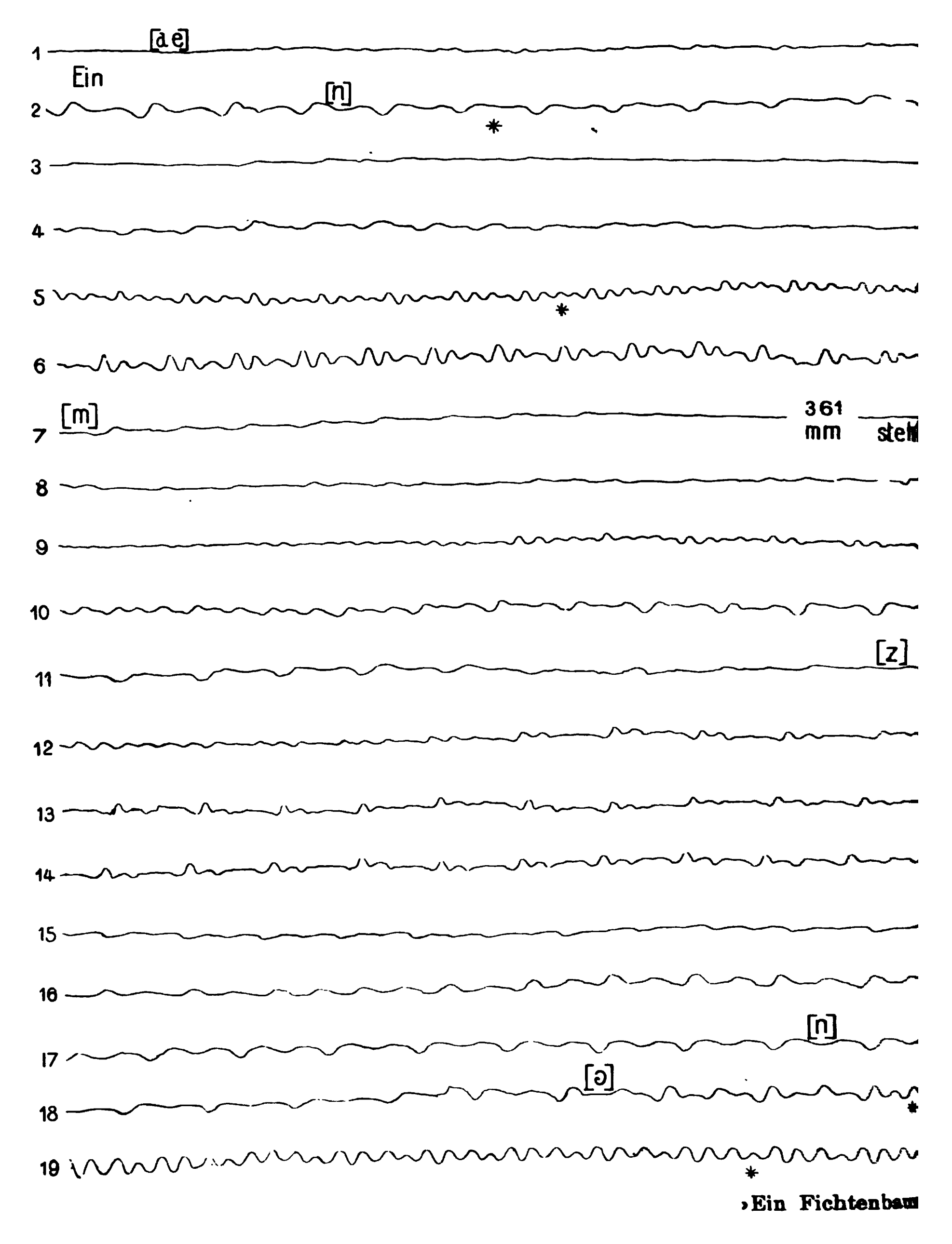
Druck und Verlag von R.



...getragen von Herrn —

... statt [aə], Z. 11 [ə] statt [ɛ], Z. 13, 17 [o] statt [ɔ].)

...g in München u. Berlin.



›Ein Fichtenbau

(Zeitgleichung: 1 mm = 0,0007 Sek. 1

Druck und Verlag vo

178 mm [I] Ficht-

370 mm en- [n]

82 mm [aə] baum

213 mm [aə] ein-

[n]

173 mm [a] sam

*

[m]

241 mm [I] Im Nord-

*

sam Im Nord—‹

Z. 1 [aε̃] statt [ae], Z. 8 [aε̃] statt [ae].

g in München u. Berlin.

Ist das Gewebe der Lunge imstande Milchzucker zu invertieren?

Von

Dr. Max Riehl,

Assistent an der medizinischen Poliklinik.

(Aus dem physiologischen Institut zu München.)

Durch F. Voit[1]) ist festgestellt worden, dafs Milchzucker, welcher dem Menschen subkutan zugeführt wird, quantitativ im Harn ausgeschieden wird. Der menschliche Organismus ist demnach nicht imstande, die Laktose in diesem Fall zu verwerten, das Disaccharid verläfst vielmehr den Organismus wieder und erscheint als ein vollständig indifferenter Stoff für denselben. Dieser Tatsache entspricht es, dafs bei Frauen zu Beginn der Laktation häufig Laktosurie beobachtet wird.[2])

Schon vor F. Voit hatte Dastre im Jahre 1891 beobachtet[3]), dafs bei Einführung von Milchzucker direkt in eine Vene (Kaninchen, Hund) dieses Disaccharid vom Organismus nicht verwertet werden kann, dafs der Zucker vielmehr vollständig oder fast vollständig im Harn zur Ausscheidung kommt;

1) F. Voit, Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. 1896, Bd. 12 S. 71.

2) De Sinety, Gaz. med. de Paris 1873, p. 573 u. 599. Hofmeister, Zeitschr. f. physiol. Chemie 1877, Bd. 1 S. 104 u. a.

3) Dastre, Compt. rend. Soc. Biol. 1891, vol. 41 p. 145

auch die Einleitung einer künstlichen Zirkulation lieferte dasselbe Ergebnis.

An diese Tatsache schlofs sich darauf der Nachweis an, dafs der Säugetierkörper in den Fällen, in welchen er Milchzucker nutzbar machen kann, ein spezifisches Ferment, die Laktase, bildet, welches die Laktose in Dextrose und Galaktose spaltet. Diese beiden Hexosen nunmehr sind für die Gewebe des Säugetierkörpers angreifbar und verwertbar.[1])

Die Wirkung dieser Laktase geht der weiteren Verwertung des Milchzuckers (der Verbrennung bzw. einer etwaigen anoxybiotischen Vergärung) voraus. Im Körper der milchsaugenden jungen Säugetiere hat sich dieses Ferment regelmäfsig nachweisen lassen, und zwar im Darm sowie auch im Pankreas. Bei erwachsenen Tieren fehlte die Laktase meist, doch konnte sie (z. B. beim Hund) durch länger dauernde Milchzuckerzufuhr hervorgerufen werden.[2])

Aus allen bisherigen Beobachtungen hat sich mit Regelmäfsigkeit ergeben, dafs der Verwertung des Milchzuckers eine Spaltung desselben vorausgeht. Es hat nun Stoklasa[3]) den Befund erhoben, dafs ein Enzym, das er aus dem Prefssaft der Lunge und der Leber vom Rind sowie aus Muskeln fällte, imstande ist, Milchzucker unter Bildung von (in erster Linie) Kohlensäure und Alkohol zu zersetzen. Daraus würde sich auf Grund des oben Entwickelten die Folgerung ergeben, dafs diese Organe, z. B. die Lunge, ein Ferment enthalten müssen, welches den Milchzucker zu spalten vermag, eine

---

1) Pautz u. Vogel, Zeitschr. f. Biol. 1895, Bd. 32 S. 303. Röhmann und Lappe, Ber. 1895, Bd. 28 S. 2506. Weinland, Zeitschrift f. Biol. 1899, Bd. 38 S. 16. Fischer u. Niebel, Sitzungsber. d. Kgl. preufs. Ak. d. Wiss. 1896, 5, S. 73.

2) Weinland, Zeitschr. f. Biol. 1899, Bd. 38 S. 607 und 1900, Bd. 40 S. 386. Bainbridge, Journ. of physiology 1904, vol. 31 p. 98. Entgegengesetzt lautende Angaben liegen von Aders Flimmer (Journ of Physiol. 1906, vol. 34) vor.

3) Stoklasa, Zentralbl. f. Physiol. 1903, Bd. 17 S. 465. Deutsche med. Wochenschr. 1904, 199. Über ein ebensolches Enzym in der Milch s. Stoklasa, Archiv f. Hyg. 1904, Bd. 50 S 165.

Laktase, und dafs die Spaltprodukte (Dextrose und Galaktose) nunmehr einer anoxybiotischen (alkoholischen) Gärung verfallen.[1])

Diese Folgerung war der experimentellen Prüfung zugänglich, und ich habe auf Veranlassung von Herrn Dr. Weinland im Jahre 1905 einige Versuche in dieser Richtung mit der Lunge verschiedener Tiere angestellt, über die ich im folgenden kurz berichten möchte.

Verwendet wurde die frisch dem Tierkörper entnommene Lunge von Hund, Kalb und Schwein. Das Gewebe wurde jeweils fein zerwiegt, mit dem gleichen bis dreifachen Volumen Wasser versetzt, gut geschüttelt und im Keller 24 Stunden extrahiert. Darauf wurde sowohl Filtrat wie Rückstand in Versuch genommen und 24 Stunden unter Toluol bei 40° mit Milchzucker digeriert.

Bei der Hundslunge war die Reaktion beider Partien neutral bis schwach alkalisch. Bei der Kalbslunge wurde das Filtrat in zwei Teile geteilt, alle drei in Versuch genommenen Fraktionen zeigten schwach saure Reaktion. Bei der Schweinslunge wurde das (schwach saure) Filtrat ebenfalls in zwei Teile geteilt, der eine Teil wurde neutralisiert; der Rückstand war von neutraler Reaktion.

Nach beendigter Digestion wurde die Mischung mit 3,0 g essigsaurem Natrium und 3,5 ccm einer 30 proz. Eisenchloridlösung zur Ausfällung der Eiweifskörper versetzt, 5 Minuten im kochenden Wasserbad gehalten und im Filtrat eine Osazondarstellung ausgeführt. Die Osazone wurden durch Löslichkeit, mikroskopisches Bild und (einmal) durch den Schmelzpunkt identifiziert.

In allen Versuchen waren die Osazone vollständig in heifsem Wasser löslich und fielen erst beim Erkalten in den bekannten charakteristischen Strahlenkugeln des Laktosazons aus. In dem Versuch mit Schweinslunge wurde der Schmelzpunkt des Osazons bestimmt und zu 196° gefunden. (Laktosazon 200°, Glukosazon 205°.)

---

1) Bemerkenswert bliebe dabei, dafs dieses Ferment im normalen Lebensprozefs der Tiere nicht zur Wirkung kommt, wie oben ausgeführt ist.

In den Fällen, in welchen, um einen annähernden Anhaltspunkt zu haben, eine Polarisation der enteiweifsten digerierten Lösung ausgeführt wurde, ergab auch diese keinen Anhaltspunkt für die Annahme einer Inversion (nachweisbar durch Drehungszunahme) des Milchzuckers in der Lösung.

Ich habe somit in meinen Versuchen keine Inversion des Milchzuckers durch Extrakt und Rückstand der Lunge der untersuchten Tiere erhalten bzw. nachweisen können.

Auch Portier[1]) ist dies nicht gelungen. Die Möglichkeit, dafs die Zersetzung der Laktose in den Versuchen von Stoklasa ohne vorausgehende Spaltung in Dextrose und Galaktose erfolgt sei, habe ich nicht untersucht.

1) Portier, Compt. rend. Soc. Biol. 1904, vol. 57 p. 205.

Beiträge zur Kenntnis der Wärmestarre des Muskels.

Von
Dr. O. Inagaki aus Tokio.

(Aus dem physiologischen Institut zu Würzburg.)

Die Versuche von Reifsner[1]) hatten ergeben, dafs die Wärmestarre sich an den Muskeln der am Orte erhältlichen Froscharten (R. esculenta und fusca) in anderer Weise abspielt, als Brodie und Richardson an ihrem Material beobachtet hatten. Die Unterschiede waren so grofse, dafs die Beziehung der einzelnen am erwärmten Muskel auftretenden Verkürzungsstufen auf die durch von Fürth isolierten Eiweifsfraktionen nur noch gezwungen durchführbar war. Dies mufste zu Versuchen über die in den Froschmuskeln vorhandenen gelösten Eiweifskörper und ihre Gerinnungstemperaturen auffordern und ich habe mich, angeregt durch Herrn Prof. von Frey, mit dieser Aufgabe beschäftigt.

I. Einige Bemerkungen zu der Erstarrungskurve erwärmter Froschmuskeln.

Bevor ich näher auf meine Beobachtungen eingehe, möchte ich zu den Versuchen Reifsners noch einige Nachträge liefern. Dieselben beziehen sich auf folgende Punkte:

1. Die Jahreszeit hat keinen Einflufs auf den Gang der Wärmestarre. Unter den zahlreichen Versuchen, die ich in der

1) Dissert. Würzburg 1905; vgl. auch v. Frey, Sitzungsber. der phys. med. Ges. zu Würzburg 1905.

Zeit vom März bis Oktober 1905 ausgeführt habe an Fröschen, die teils überwintert hatten, teils frisch gefangen waren, fand ich keinen Unterschied zwischen deren Sartorien, sofern die Versuchsbedingungen im übrigen übereinstimmten. Die Vermutung

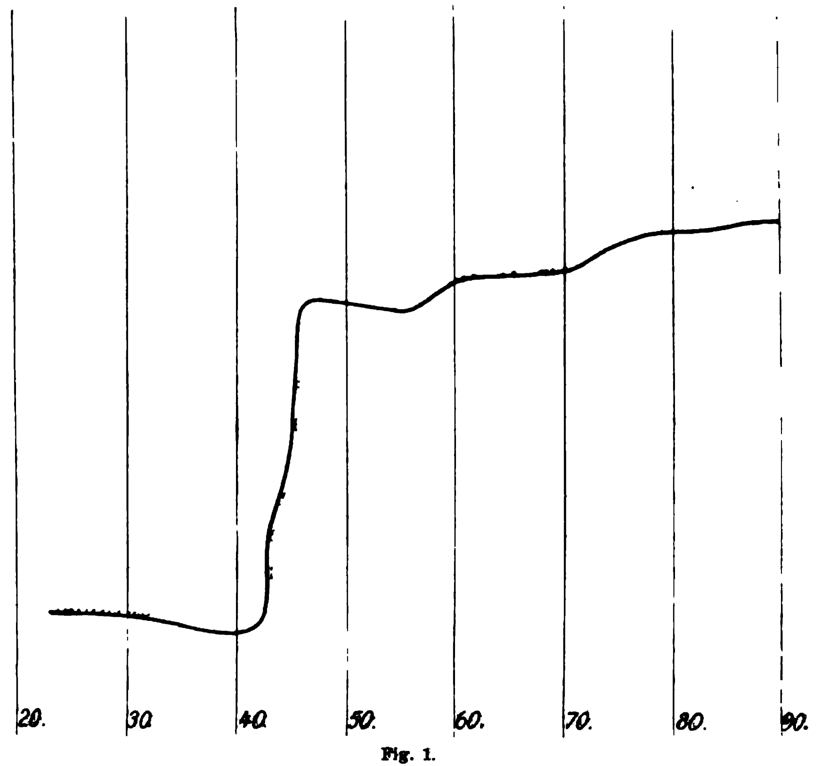


Fig. 1.
Erstarrungskurve mit fünf Verkürzungsstufen von einem frischen Sartorius, Rana esculenta.

Reifsners, dafs die Abweichungen seiner Ergebnisse von denen der englischen Forscher möglicherweise auf Einflüsse der Jahreszeit zu beziehen seien, wird dadurch hinfällig.

2. Die Kurven mancher Muskeln zeigen um die Temperatur von 80° herum Andeutungen einer fünften Verkürzungsstufe, wofür Fig. 1 als Beispiel dienen mag.

Dafs der Koagulationsprozefs mit 77° noch nicht abgeschlossen ist, geht auch aus dem Umstande hervor, dafs die Muskeln oberhalb dieser Temperatur in der Regel keine Neigung zeigen, sich

zu verlängern, wie dies z. B. zwischen 47 und 55° fast ausnahmslos der Fall ist.

3. Die Kurven von Gastrocnemien und von Sartorien stimmen miteinander überein, soweit die Lage der Verkürzungsstufen in der Temperaturskala in Betracht kommt. Als Beispiel diene Fig. 2, in der die Kurven eines Gastrocnemius und eines Sartorius (beide von frischen Muskeln stammend) in gleicher Vergröfserung übereinander gezeichnet sind.

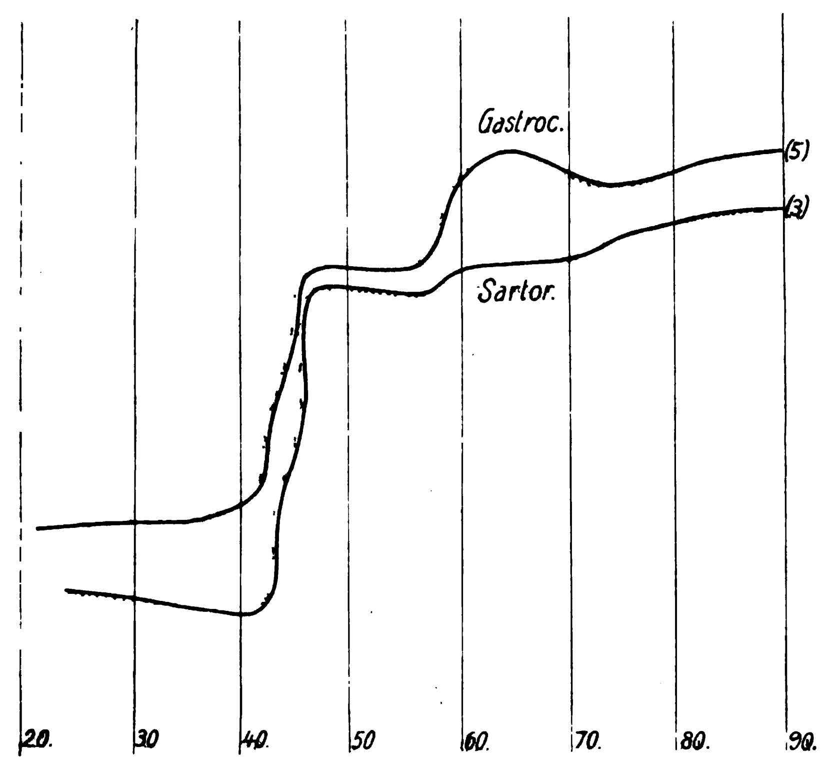


Fig. 2. Erstarrungskurven von Gastrocnemius und Sartorius.

Dafs die Kurve des Gastrocnemius schon zwischen 30 und 40° leicht zu steigen beginnt, ist für diesen Muskel nicht charakteristisch, es wird auch an Sartorien zuweilen beobachtet. Die Gründe für dieses Verhalten sind noch unbekannt. Die Hauptverkürzung liegt für beide Muskeln zwischen 40 und 46°; beider Länge bleibt dann unverändert oder nimmt um ein Geringes zu

bis 56°. Für die letzte oberhalb 70° gelegene Verkürzungsstufe ist die Übereinstimmung nicht so gut, indem sie bei dem Gastrocnemius etwas später einsetzt. Indessen ist der Beginn dieser Verkürzungsstufe auch bei Muskeln einerlei Art einigermaſsen veränderlich, so daſs auf die erwähnte Abweichung kein groſses Gewicht zu legen ist. Typisch ist dagegen, daſs die dritte mit 56° einsetzende Verkürzung bei dem Gastrocnemius stärker ausgebildet ist als bei dem Sartorius. Auf die vermutliche Ursache dieser Erscheinung wird unten einzugehen sein.

Das in allen wesentlichen Stücken übereinstimmende Verhalten von Sartorius, Gracilis, Gastrocnemius und Ileofibularis hat bereits Reiſsner angegeben, doch sah er die dritte Verkürzungsstufe bei den beiden zuletzt genannten Muskeln etwas früher eintreten als bei den beiden ersteren. Ich kann diese Abweichung nicht bestätigen. Es ist zu berücksichtigen, daſs bei Gastrocnemius und Ileofibularis die dritte Verkürzungsstufe infolge ihrer ansehnlichen Höhe leicht früher merkbar wird als bei den beiden anderen Muskeln. Ich halte es aber auch für möglich, daſs Reiſsner zu wenig auf die nötige Isotonie der Salzlösungen geachtet hat, in denen die Muskeln erhitzt wurden. Die Bedeutung dieser Bedingung werde ich nunmehr besprechen.

4. Bereits Vernon[1]) hat angegeben, daſs die Grenztemperaturen für die nach seiner Bezeichnung initiale Verkürzungsstufe (die erste und zweite nach Reiſsners Bezeichnung) in hypotonischen Lösungen erniedrigt, in hypertonischen erhöht wird; er hat ferner beobachtet, daſs die erste und zweite sekundäre Verkürzung (dritte und vierte nach Reiſsner) sich umgekehrt verhalten. Ich kann die Angaben Vernons im allgemeinen bestätigen, doch finde ich keine deutliche Einwirkung der Konzentration auf der vierten Verkürzungsstufe. In den nachstehenden Figuren 3 und 4 gebe ich je drei Erstarrungskurven von Sartorien und Gastrocnemien, die das Verhalten dieser Muskeln in verschieden konzentrierten Lösungen sehr deutlich erkennen lassen.

1) Journal of Physiol. 1899, Vol. 24 p. 268.

Die Konzentrationsänderungen erstrecken sich über zwei Oktaven, die mittlere Konzentration entspricht einer mit dem Muskel isotonischen Ringerlösung.

Auf Grund der unter 3 und 4 mitgeteilten, sowie der von Reifsner veröffentlichten Erfahrungen halte ich die An-

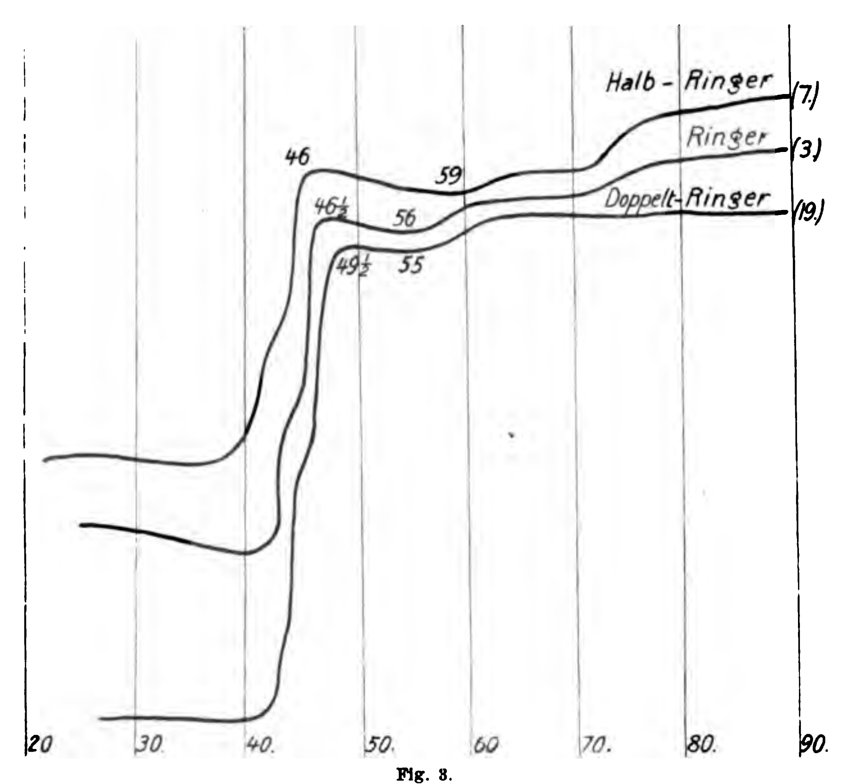


Fig. 3.
Erstarrungskurven dreier Sartorien nach mehrstündigem Aufenthalt in Ringerlösung verschiedener Konzentration.

nahme für gerechtfertigt, dafs die verschiedenen Muskeln eines Frosches in bezug auf die Grenztemperaturen übereinstimmende Erstarrungskurven besitzen, so lange die Konzentration des Blutes und der Gewebsflüssigkeit in allen Teilen des Körpers merklich gleich ist. Es ist also statthaft, den durch Auspressen einer gröfseren Zahl von Muskeln eines Frosches gewonnenen Saft als gleichartig zu betrachten. Auch die Muskeln verschiedener Individuen werden, wie wiederholt bestätigt, sich übereinstimmend

verhalten, wenn deren Körpersäfte auf dieselbe Konzentration eingestellt sind.

5. Endlich teile ich noch in Fig. 5 die Kurven zweier Sartorien (65 und 72) mit, die 12 Stunden in Ringer von 26° verweilt hatten.

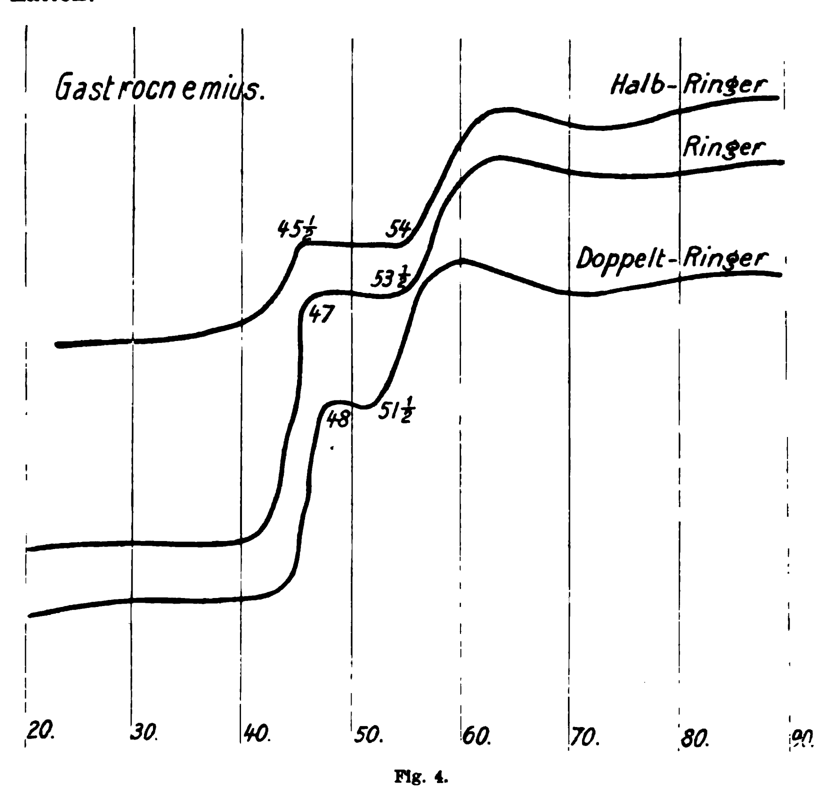


Fig. 4.
Erstarrungskurven dreier Gastrocnemien nach mehrstündigem Aufenthalt in Ringerlösung verschiedener Konzentration.

Kurve 65 ist von der eines frischen Muskels kaum zu unterscheiden; Kurve 72 nur etwas niedriger. Beide Muskeln befanden sich im Beginn der Starre und waren völlig unerregbar. Die chemische Untersuchung im Falle 65 ergab die Anwesenheit aller Eiweifsfraktionen, von welchen nur der zweite etwas vermindert war. Anderseits können Muskeln mit ähnlichen oder noch stärker veränderten Erstarrungskurven noch sehr gut erregbar sein. Erregbarkeit und Zustand der Eiweifskörper gehen demnach durchaus nicht Hand in Hand.

II. Darstellung des Muskelprefssaftes.

Der gegenwärtige Stand der Kenntnis über die Eiweifskörper des Muskelsaftes hat durch v. Fürth im ersten Bande der Ergebnisse der Physiologie eine so erschöpfende Darstellung gefunden, dafs ein Eingehen auf die Literatur von meiner Seite

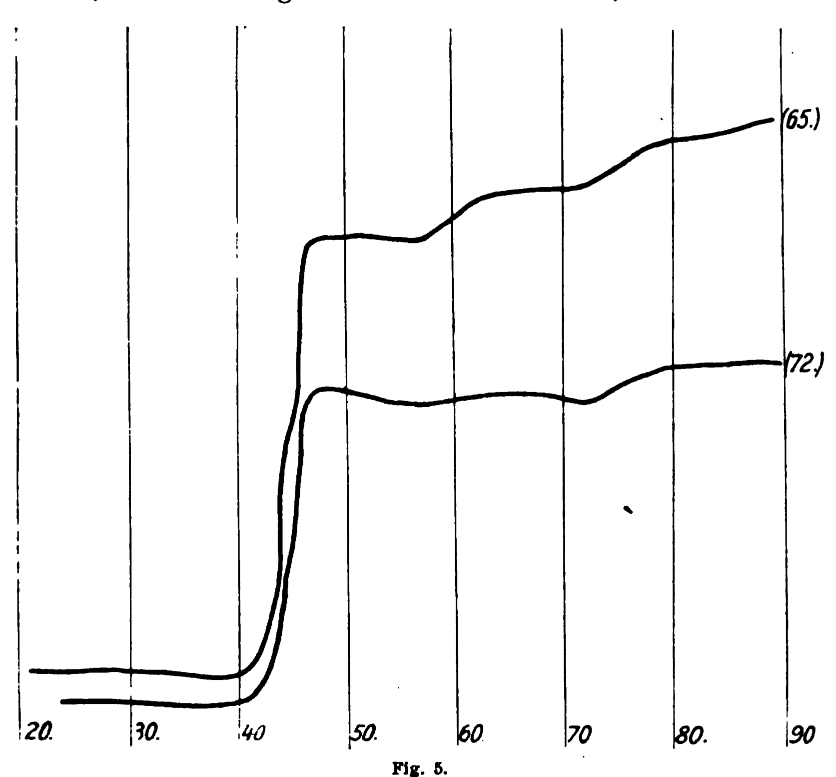


Fig. 5.
Zwei anscheinend normale Erstarrungskurven von unerregbaren und zum Teil starren Sartorien.

nicht geboten erscheint. Es wird hier genügen, an die Untersuchungen v. Fürths[1]) zu erinnern, welche die Anwesenheit dreier gut charakterisierter Eiweifskörper im Muskelplasma ergeben haben:

Lösliches Myogenfibrin,	gerinnend	zwischen	30	und	40°
Myosin,	»	»	47	»	50°
Myogen,	»	»	55	»	65°

1) Archiv f. exp. Pathol. u. Pharm. 1895, Bd. 36 S. 266.

Stewart und Sollmann[1]), die sich später mit der Trennung dieser Stoffe beschäftigt haben, halten die Verschiedenheit zwischen löslichem Myogenfibrin und Myosin für nicht genügend sichergestellt und betrachten die beiden Stoffe vorläufig als identisch. Sie finden ferner relativ unbedeutende Mengen von Myogen, was v. Fürth auf Rechnung der langdauernden Extraktion mit starken Salzlösungen setzt.[2])

Da die Eiweifskörper des Muskels, insbesondere das Myogen, gegen Neutralsalzlösungen höherer Konzentration sehr empfindlich sind[3]), so ist der Verdacht nicht abzuweisen, dafs auch die 0,6proz. Kochsalzlösung keine ganz indifferente Extraktionsflüssigkeit darstellt. In der Tat ist ja bekannt, dafs Muskeln in reinen Kochsalzlösungen sich bedeutend weniger gut halten als in Ringerlösung. Ich zog es daher vor, die Zugabe eines Extraktionsmittels ganz zu vermeiden und die in Lösung befindlichen Eiweifskörper durch Zerkleinern und Auspressen des Muskels zu gewinnen. Dafs die Angabe Vogels, das frische Fleisch gebe in der Presse keinen Saft ab[4]), nicht zutreffend sein kann, hat bereits Schmidt-Nielsen[5]) gezeigt. Ebenso hat v. Fürth[6]) u. a. sich auf diesem Wege Saft vom frischen Muskel verschafft. Eine Untersuchung der darin enthaltenen Eiweifskörper scheint aber nicht ausgeführt worden zu sein.

Zur Gewinnung des Saftes bin ich wie folgt vorgegangen: Die Muskulatur der beiden Hinterbeine eines Frosches, stets Rana esculenta, wurde von den Knochen gelöst, in einer kleinen Hackmaschine zerkleinert, gewogen und unter Zusatz von einem Drittel des Gewichts Kieselgur im Mörser zerrieben. Die hierbei entstehende formbare, aber ziemlich trockene Masse wurde in ein hierzu besonders angefertigtes Prefsgefäfs gefüllt und durch eine hydraulische Presse von Brinck & Hübner in Mannheim bei

1) Journ. of Phys. 1899, Vol. 24 p. 427.
2) Ergebnisse der Physiol. 1902, Bd. 1 S. 119.
3) Vgl. v. Fürth, Archiv f. exp. Pathol. u. Pharmak. Bd. 36 S. 244.
4) Deutsch. Archiv f. klin. Med. 1902, Bd. 2 S. 7.
5) Beitr. z. chem. Pathol. u. Physiol. 1904, Bd. 4 S. 182.
6) Beitr. z. chem. Pathol. u. Physiol. 1903, Bd. 3 S. 557.

300 indizierten Atmosphären, in Wirklichkeit (unter Berücksichtigung der Dimensionen des Prefsgefäfses) bei 900 Atmosphären ausgeprefst. Der Saft war stets durch kleine Mengen Kieselgur getrübt. Er wurde daher ausgeschleudert und die klare, gelblich gefärbte eiweifsreiche Flüssigkeit abgegossen. Die Ausbeute betrug 40—44 % des Muskelvolums (aus dem Muskelgewicht durch Division mit 1,05 berechnet), ist also nicht ganz so günstig wie in den Versuchen von Claus und Embden.[1]) Unzweifelhaft werden durch die geringe Masse des verarbeiteten Gewebes die unvermeidlichen Fehler vergröfsert; es kommt aber auch in Betracht, dafs Claus und Embden die Muskel gefrieren liefsen, während ich bei Zimmertemperatur arbeitete. Die Zubereitung der Muskeln von der Tötung des Frosches bis zur Einführung in die Presse nahm etwa 20 Minuten in Anspruch, die Auspressung 40—60 Minuten je nach der Geschwindigkeit, mit der der Druck gesteigert wurde.

Über den Eiweifsgehalt des Saftes und sein Verhältnis zum Eiweifsgehalt des frischen Muskels (beide aus dem Stickstoffgehalt berechnet) gibt nachstehende Tabelle Auskunft. Es geht also etwa ein Achtel der Eiweifskörper des Muskels in den Saft über.

Tabelle I.

Versuchs-Nr.	Rana esculenta	Volumina	Prozent. Gehalt an Eiweifs, aus dem gefundenen Stickstoff berechnet	Saftmenge in Prozenten des Muskelvolums	Wieviel Prozente d. Muskeleiweifses gehen in den Saft über?
		ccm	%	%	%
1	Muskel	31,4	20,0	43	13,5
	Saft	13,5	6,167		
2	Muskel	27,6	18,95	44	12,2
	Saft	12,0	5,25		

In dem ausgeprefsten Safte habe ich die vorhandenen Eiweifsfraktionen in folgender Weise zu trennen versucht. Zu jedem Versuche wurden 1 ccm Prefssaft und 3 ccm Ringerlösung (0,65 NaCl + 0,02 KCl + 0,025 $CaCl_2$) in einem Probierröhrchen gut gemischt und in ein Becherglas mit etwa 200 ccm Wasser

1) Beitr. z. chem. Pathol. u. Physiol. 1905, Bd. 6 S. 216.

getaucht, dessen Temperatur mit der gleichen Geschwindigkeit erhöht wurde wie bei den graphischen Versuchen (um 2° in 1 Minute). Zur Vermeidung einer ungleichmäfsigen Erwärmung des Wassers wurde es in beständiger Bewegung erhalten durch einen Luftstrom, der aus einem Gasometer hindurchperlte.

Die erste Folge der Erwärmung des verdünnten Muskelsaftes ist eine bei 37—39° beginnende Trübung der bis dahin klaren Flüssigkeit, an die sich dann weiterhin die Ausscheidung von feinen Flocken anschliefst. Sobald eine solche auftrat, habe ich die Erwärmung unterbrochen und die Flüssigkeit in ein Zentrifugenglas übergefüllt, dessen Gestalt aus Fig. 6 ersichtlich ist. Das Röhrchen, an seinem oberen offenen Ende von der Weite eines gewöhnlichen Probierröhrchens, verjüngt sich nach unten trichterförmig in eine Kapillare, die in Hundertel Kubikzentimeter (genauer in 30 Teile zu je 0,0077 ccm) geteilt ist. Beim Ausschleudern sammelten sich die Flocken in der Kapillare, so dafs ihr Volum bestimmt werden konnte. Das Zentrifugieren mufs natürlich so lange fortgesetzt werden, bis eine Änderung im Volum des Niederschlages nicht mehr erfolgt. Mit der überstehenden klaren Flüssigkeit habe ich dann das zur Koagulation dienende Proberöhrchen ausgespült, um dem Glase anhängende Eiweifsflecken zu entfernen, die Spülflüssigkeit in das Zentrifugengläschen zurückgegossen und nochmals ausgeschleudert. Schliefslich wird die klare Flüssigkeit von dem abgesetzten Niederschlag sauber abgesaugt und in das Proberöhrchen zurückgeführt, um neuerdings erhitzt zu werden.

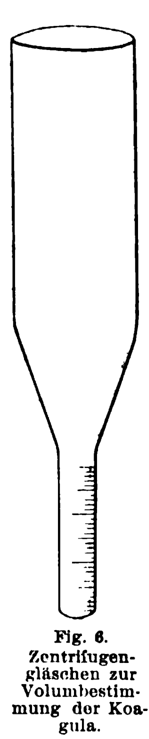


Fig. 6. Zentrifugengläschen zur Volumbestimmung der Koagula.

Indem ich in dieser Weise vorging, konnte ich mit genügender Sicherheit 5 Eiweifsfraktionen voneinander scheiden, deren Gerinnungstemperaturen und Mengenverhältnisse aus der nachstehenden Tabelle ersichtlich sind. Von den angegebenen Temperaturgrenzen bezieht sich die untere auf die beginnende Trübung, die obere auf das Erscheinen einer flockigen Fällung.

Tabelle II.

Vers.-Nr.	Rana esculenta	I.	II.	III.	IV.	V.	Summa
		Fraktion Volumina der Niederschläge in Hundertstel-Kubikzentimeter					
1	1 ccm Saft + 3 ccm Ringerlösung 4 h nach der Mischung i. Eisschr.	6,0 (39°—45°)	6,5 (47°—53°)	3,5 (57°—66°)	4,0 (70°-75°)	1,5 (76°—85°)	21,5
3	1 ccm Saft + 3 ccm Ringerlösung 20 h n. d. M. i. E.	6,2 (38°—46°)	5,5 (47°—54°)	3,2 (57°—66°)	3,5 (68°—73°)	1,5 (75°—82°)	19,9
5	1 ccm Saft + 3 ccm Ringerlösung 50 h n. d. M. i. E.	6,0 (38°—46°)	5,5 (47°—55°)	3,5 (57°—65°)	4,0 (70°—75°)	1,0 (78°—84°)	20,0
29	1 ccm Saft + 3 ccm Ringerlösung sogleich nach der Mischung	6,5 (89°—45°)	5,5 (47°—55°)	3,8 (57°—66°)	4,0 (67°—74°)	1,5 (76°—84°)	21,3
79	do.	5,5 (37°—46°)	6,0 (47°—53°)	4,0 (54°—68°)	4,0 (64°—73°)	3,0 (74°—82°)	22,5
91	do.	6,5 (38°—46°)	6,0 (47°—54°)	4,0 (55°—66°)	3,0 (66°—74°)	1,0 (75°—85°)	20,5

Die Versuche 1, 3 und 5 beziehen sich auf Proben eines und desselben Prefssaftes, die verschieden lange im Eisschrank verweilten. Die Versuche 29, 79 und 91 stammen von verschiedenen Prefssäften. Die Versuche lehren, dafs der Prefssaft im Eisschrank innerhalb 50 Stunden keine merkliche Änderung erfährt, weder in der Gesamtmenge des Eiweifses, noch in der Menge der einzelnen Fraktionen. Die Verschiedenheiten, die sich zeigen, sind nicht gröfser als sie auch zwischen frischen Prefssäften bestehen und müssen daher als in die Fehlergrenzen fallend betrachtet werden. Die Tabelle zeigt ferner, dafs die Gröfse der einzelnen Fraktionen von befriedigender Konstanz ist. Die Mengen der beiden ersten Fraktionen sind nahezu gleich und repräsentieren die Hauptmasse des koagulierbaren Eiweifses. Ebenso sind die dritte und vierte Fraktion annähernd gleich grofs und etwa gleich $^2/_3$ der beiden ersten. Die fünfte Fraktion ist gering und variabel.

Vergleicht man die Zahlen der Tabelle mit den Angaben anderer Untersucher, so zeigt sich wenig Übereinstimmung. Am besten schliefsen sich meine Befunde an die von Halliburton[1]) an, der aus Kaninchenmuskeln (mit 5% $MgSO_4$) folgende Fraktionen gewann:

1.	Paramyosinogen	gerinnend bei	47° C
2.	Myosinogen	» »	56° C
3.	Myoglobulin	» »	63° C
4.	Myoalbumin	» »	73° C.

Die fünfte Fraktion des Froschmuskels scheint hier zu fehlen. Stewart und Sollmann[2]), welche Froschmuskeln mit derselben Bittersalzlösung (oder auch mit 10% Natriumchlorid bzw. Ammoniumchlorid) extrahierten, setzen die Gerinnungstemperatur wie folgt an:

Paramyosinogen	47—49° C
Myosinogen	55—58° C
Myoglobulin	64° C.

Die Temperaturen liegen hier etwas höher als bei Halliburton und, mit Ausnahme der dritten Fraktion, auch höher als in meinen Versuchen. Am wenigsten befriedigend ist der Vergleich mit v. Fürths Erfahrungen, wie aus der auf S. 319 gegebenen Zusammenstellung hervorgeht.

Um dem Einwande zu begegnen, dafs das abweichende Ergebnis bedingt sei durch die Verschiedenheit des Verfahrens, habe ich einen Versuch ausgeführt unter Bedingungen, die sich so eng wie möglich an die von v. Fürth gewählten anschliefsen. Die Muskeln wurden unter Zusatz des Dreifachen ihres Gewichtes von 0,6proz. Kochsalzlösung zerkleinert, zerrieben und ausgeprefst Je 2 ccm des eiweifsreichen Prefssaftes wurden mit derselben Kochsalzlösung auf das Doppelte verdünnt und der fraktionierten Gerinnung unterworfen. Über das Ergebnis berichtet die nachstehende kleine Tabelle.

Das veränderte Verfahren führt also zu keinem wesentlich verschiedenen Ergebnis. Es finden sich dieselben fünf Fraktionen

1) Journ. of Physiol. 1887, Vol. 8 p. 143.
2) Journ. of Physiol. 1899, Vol. 24 p. 427.

Vers.-Nr.	Rana esculenta	I.	II.	III.	IV.	V.	Summa
		Fraktion					
100	2 ccm Saft	7,5 (38,5°–46,5°)	4,5 (47°–55°)	2,5 (56°–65°)	2,0 (66°–77°)	1,0 (76°–85°)	17,5
101	do.	7,0 (39°–47°)	4,5 (47°–55°)	2,5 (56°–65°)	2,5 (65°–74°)	1,0 (75°–84°)	17,5

wie bisher, ihre Abscheidungsgrenzen sind ebenfalls unverändert. Abweichend sind nur die Mengenverhältnisse. Die erste Fraktion, die normalerweise $^1/_4$ bis höchstens $^1/_3$ des gesamten koagulierbaren Eiweifses darstellt, ist hier nahezu auf die Hälfte vermehrt, die dritte und vierte Fraktion, die zusammen ziemlich genau $^1/_3$ der ganzen Eiweifsmenge bilden, sind auf $^1/_4$ vermindert. Die Verschiebungen können gedeutet werden als eine Veränderung der Eiweifskörper in der Richtung gegen die Totenstarre (s. u.) und sprechen dafür, dafs die Kochsalzlösung in der Tat nicht indifferent ist.

Die Gerinnungstemperatur meiner vierten Fraktion legt es nahe, in ihr das Myoalbumin Halliburtons zu erblicken. Von diesem Eiweifskörper hat aber v. Fürth wahrscheinlich gemacht, dafs er nicht den Muskeln als solchen eigentümlich ist, sondern aus dem Blute stamme. Es fehlt im Extrakte gut entbluteter Kaninchenmuskeln bis auf Spuren. Ich habe daraus Veranlassung zu einigen Versuchen genommen, in denen ich die Hinterbeine der Frösche von der Bauchaorta aus mit Ringerlösung während 8—24 Stunden durchspülte, d. h. solange, bis die abströmende Flüssigkeit bei der Erhitzung keine oder nur eine Spur von Trübung gab. Die Muskeln wurden sodann in der vorbeschriebenen Weise verarbeitet. Die Ergebnisse sind in Tabelle III (S. 326) zusammengestellt.

Wie man sieht, wird durch die langdauernde Spülung die Menge der vierten Fraktion nicht vermindert, dagegen erleiden die drei ersten Fraktionen teilweise eine Verminderung, die aber wohl nicht auf die Spülung als solche, sondern auf die beginnende Starre bezogen werden mufs. (S. u.)

Da nach v. Fürth bei raschem Erhitzen ein Teil des Myosins der Koagulierung bei 50° entgehen kann und erst bei

Tabelle III.

Vers.-Nr.	Rana esculenta	I.	II.	III.	IV.	V.	Summa
		Fraktion					
48 24 h gespült	1 ccm Saft + 3 ccm Ringerlös. sogleich nach der Mischung	6,0 (37°—46°)	5,5 (47°—55°)	3,0 (56°—65°)	4,0 (67°—74°)	1,5 (75°—83°)	20,0
66 24 h gespült	do.	6,0 (34°—46°)	4,5 (47°—55°)	3,0 (56°—62°)	3,0 (64°—71°)	3,5 (72°—79°)	20,0
70 8 h gespült	do.	5,0 (39°—46°)	3,5 (47°—53°)	3,0 (56°—63°)	4,0 (64°—72°)	2,5 (73°—81°)	18,0

etwa 53° völlig unlöslich wird, so scheint es zunächst gerechtfertigt, meine zweite Fraktion als das Myosin v. Fürths anzusprechen, während meine erste Fraktion seinem löslichen Myogenfibrin gleichzustellen wäre, wenn nicht dessen Gerinnungstemperatur um 5—6 Grade höher liegen würde, als v. Fürth gefunden hat. Recht gut stimmt dagegen meine dritte Fraktion in bezug auf ihre Gerinnungstemperatur überein mit dem Myogen v. Fürths. Man durfte daher vermuten, dafs nach Abscheidung der beiden ersten Fraktionen aus dem frischen Prefssaft mit Hilfe eines gleichen Volums gesättigter Ammonsulfatlösung eine Neubildung von löslichen Myogenfibrin aus der in Lösung bleibenden dritten Fraktion eintreten würde. Ist die Voraussetzung zutreffend, so müfste das Filtrat der Ammonsulfatfällung sich im Laufe der Zeit in eine Flüssigkeit umwandeln, die zwischen 30 und 40° eine erste Gerinnung (lösliches Myogenfibrin) und dann erst oberhalb 55° eine oder mehrere weitere Gerinnungen (unverwandeltes Myogen etc.) aufweist.

Der Versuch kam in folgender Weise zur Ausführung. Der frische Prefssaft wird mit der gleichen Menge einer gesättigten Ammonsulfatlösung versetzt, wobei ein nicht sehr reichlicher feinflockiger Niederschlag entsteht, der abfiltriert wird. Das Filtrat wird in Pergamentschläuchen 48 Stunden lang gegen fliefsendes Wasser dialysiert, wobei die Lösung sich trübt und eine nicht unerhebliche Menge eines flockigen Niederschlages absetzt. Derselbe ist in Ringer nur sehr wenig löslich.

Wird die trübe Flüssigkeit aus dem Schlauche genommen, filtriert und neuerdings mit dem gleichen Volum gesättigter Ammonsulfatlösung versetzt, so entsteht ein deutlicher Niederschlag, welcher beweist, daſs sich in der Tat im Verlauf der Dialyse aus den schwer aussalzbaren Eiweiſskörpern wieder globulinartige Körper gebildet haben.

Um die Gerinnungstemperaturen dieser veränderten Eiweiſslösung kennen zu lernen, habe ich 9 ccm des Dialysats mit 1 ccm einer Ringerlösung vermischt, deren Konzentration das Zehnfache der isotonischen war. Die Fraktionierung gab die in Tabelle IV enthaltenen Zahlen.

Tabelle IV.

Vers.-Nr.	Rana esculenta	I.	II.	III.	IV.	V.	Summa
		Fraktion					
89	9 ccm Dialysat + 1 ccm zehnf. Ringer nach 24 h	6,0 (39°—46°)	8,0 (46°—53°)	6,5 (54°—65°)	7,5 (65°—75°)	1,5 (75°—85°)	29,5
94	do. nach 48 h	9,0 (41°—47°)	4,5 (47°—56°)	5,5 (56°—65°)	6,5 (66°—75°)	1,0 (75°—85°)	26,5
97	do. nach 20 h	3,5 (40°—46°)	6,5 (46°—53°)	5,0 (54°—64°)	6,0 (65°—75°)	1,0 (76°—86°)	22,0
98	do. nach 34 h	6,5 (40°—46°)	4,0 (47°—53°)	4,0 (54°—64°)	5,0 (65°—75°)	0,5 (76°—86°)	20,0

Diese Versuche ergaben wider Erwarten keinen wesentlichen Unterschied in der Zahl der Fraktionen sowie in ihren Koagulationstemperaturen. Die relativen Mengen der einzelnen Fraktionen sind insofern verschoben, als die dritte und vierte Fraktion der ersten und zweiten ungefähr gleichstehen, soweit die nicht unerheblich schwankenden Zahlen eine Vergleichung zulassen.

Die Versuche lassen erkennen, daſs entsprechend den Angaben v. Fürths die schwer aussalzbaren, hoch koagulierenden Eiweiſskörper des Muskelsaftes sich wenigstens teilweise in leicht aussalzbare und niedrig koagulierende umwandeln. Ihre Gerinnungstemperatur liegt aber stets höher, als nach den Angaben v. Fürths zu erwarten war.

Beziehungen zwischen den Verkürzungsstufen des Muskels und den Eiweifsfraktionen des Prefssaftes.

Eine Gegenüberstellung der Temperaturgrenzen für die Verkürzungsstufen bzw. Gerinnungsvorgänge, wie sie sich aus meinen Versuchen ergeben haben, zeigt eine nur beschränkte Übereinstimmung:

	Verkürzungsstufen		Gerinnungsvorgänge
I.	37—44°	I.	37—46°
II.	44—46,5°	II.	47—55°
III.	56—65°	III.	57—67°
IV.	70—77°	IV.	66—75°
V.	um 80°	V.	75—85°

Als zusammenfallend können betrachtet werden:

1. Der Beginn der Verkürzung und der Koagulation bei 37° oder etwas höher.
2. Die Temperaturgrenzen für die dritte Verkürzungsstufe und Eiweifsfraktion.
3. Annähernd auch die vierte Verkürzungsstufe bzw. Eiweifsfraktion.
4. Die fünfte Verkürzungsstufe, soweit vorhanden oder nachweisbar und die fünften Eiweifsfraktion.

Anderseits sind die folgenden Verschiedenheiten hervorzuheben:

1. Die Verkürzungskurven aller frischen Muskeln besitzen eine zwischen 44 und 45° gelegene Einknickung oder auch einen plötzlichen Wechsel in der Steilheit des Anstieges, die kaum anders zu deuten ist denn als Ausdruck der unvollkommenen Trennung zweier selbständiger Verkürzungsstufen. Bei der fraktionierten Gerinnung des Muskelsaftes ist eine solche Teilung der ersten Fraktion in zwei Portionen nicht nachweisbar. Es fehlt insbesondere oberhalb 44° eine plötzliche Zunahme des Koagulums, die man nach Mafsgabe des aufserordentlich steilen Anstieges der Verkürzungskurve erwarten sollte.

2. Der Temperaturbereich von 47—55° ist in der Muskelkurve durch das Fehlen jeder Verkürzung ausgezeichnet; es findet im Gegenteil in der Regel eine geringe Verlängerung (Dehnung)

statt. Der Prefssaft des frischen Muskels zeigt dagegen in diesen Temperaturgrenzen stets eine Eiweifsausscheidung, die der Menge nach 0,3—0,25 des Gehaltes an koagulierbarem Eiweifs ausmacht.

Diese Unstimmigkeiten legen die Vermutung nahe, dafs die Gerinnung im Innern des Muskels verschieden ist von der in Prefssaft, sei es, dafs die im Safte nachweisbaren Eiweifskörper nicht als solche im unzerstörten Muskel vorhanden sind, oder dafs die Eiweifskörper in beiden Fällen zwar gleich sind, aber unter dem Einflusse weiterer nicht auspre fsbarer Bestandteile des Muskels andere Gerinnungstemperaturen besitzen. Das verschiedene Verhalten der Eiweifskörper innerhalb und aufserhalb des Muskels erhellt auch aus den in Tabelle V zusammengestellten Versuchen, die in drei Abteilungen zerfallen.

In Abteilung I wurden die enthäuteten Froschschenkel durch mehrere Minuten hindurch (in Ringer) auf 46° erwärmt, d. h. auf die obere Grenze der ersten Fraktion. Sodann wurde das Präparat in der üblichen Weise zerkleinert und ausgeprefst und der Prefssaft wie früher verarbeitet.

Tabelle V.

I. Der Froschschenkel wird auf 46° C erwärmt und dann erst ausgeprefst.

Vers.-Nr.	Rana esculenta	Fraktion I.	Fraktion II.	Fraktion III.	Fraktion IV.	Fraktion V.	Summa
78	Der enthäutete Froschschenk. wird 8 Min. lang erwärmt 1 ccm Saft + 3 ccm Ringer	1,5 (40°—46°)	0,5 (51°—55°)	3,0 (56°—66°)	3,0 (67°—74°)	1,5 (75°—81°)	9,5
75	Der enthäut. Froschschenk. wird 15 Min. lang erwärmt 1 ccm S. + 3 ccm Rg.	1,5 (40°—55°)		2,5 (56°—65°)	2,5 (66°—73°)	1,0 (74°—79°)	7,5
30	do.	1,0 (41°—55°)		2,0 (56°—66°)	2,0 (69°—75°)	0,6 (77°—84°)	5,6
73	Der enthäut. Froschschenk. wird 20 Min. lang erwärmt 1 ccm S. + 3 ccm Rg.	1,5 (44°—55°)		2,0 (59°—63°)	2,5 (64°—74°)	0,5 (75°—85°)	6,5

In Abteilung II wurde in gleicher Weise vorgegangen mit der Ausnahme, dafs die Vorwärmung auf 55° geschah.

II. Die Muskeln werden auf 55° C erwärmt und dann erst ausgepreſst.

Vers.-Nr.	Rana esculenta	I.	II.	III.	IV.	V.	Summa
		Fraktion					
44	Der enthäutete Froschschenk. wird 10 Min. lang erwärmt 1 ccm Saft + 3 ccm Ringer	—	—	2,5 (54°—64°)	3,5 (67°—75°)	1,5 (76°—84°)	7,5
97	Der enthäut. Froschschenk. wird 15 Min. lang erwärmt 1 ccm S. + 3 ccm R.	—	—	3,0 (53°—64°)	3,0 (65°—75°)	0,8 (77°—85°)	6,8

In Abteilung III wurden die Preſssäfte aus den frischen Muskeln ohne Vorwärmung gewonnen, die Fraktionierung aber insofern geändert, als die Grenztemperaturen für die erste und zweite Fraktion längere Zeit (5—15 Minuten) konstant gehalten wurden.

III. Erwärmung des frischen Preſssaftes auf 46° und 55°.

Vers.-Nr.	Rana esculenta	I.	II.	III.	IV.	V.	Summa
		Fraktion					
79	Die Mischung wird 5 Min. lang auf 46° und 55° C erwärmt 1 ccm Saft + 3 ccm Ringer	5,5 (39°—46°)	6,0 (47°—53°)	4,0 (58°—63°)	4,0 (64°—73°)	3,0 (74°—82°)	22,5
80	Die Mischung (aus demselben Muskelsaft stammend) wird 10 Min. lang auf 46° u. 55° C erwärmt 1 ccm S. + 3 ccm R.	6,0 (37°—46°)	5,5 (47°—53°)	3,8 (55°—63°)	4,0 (64°—73°)	3,0 (74°—82°)	22,3

Aus der I. Abteilung ist zu ersehen, daſs durch Erwärmen des ganzen Muskels auf 46° durch 8 Minuten schon der gröſste Teil nicht nur der ersten sondern auch der zweiten Eiweiſsfraktion unlöslich wird und daſs diese Umänderung noch deutlicher wird, wenn die Vorwärmung auf 15—20 Minuten ausgedehnt wird. Es werden also die Eiweiſskörper, die im Preſssaft erst zwischen 47 und 55° gerinnen (zweite Fraktion), zum gröſsten Teile unlöslich, wenn sie innerhalb des Muskels durch mehrere Minuten auf 46° erwärmt werden. Dagegen werden dieselben Eiweiſskörper n i c h t koaguliert, wenn der Preſs-

saft des frischen Muskels durch ebenso lange Zeit auf 46° gehalten wird. (III. Abteilung.) Die in den Versuchen 30, 73 und 75 der Abteilung I vorgenommene Vereinigung der beiden ersten Fraktionen in den Temperaturgrenzen 40—55° ist bedingt durch den Umstand, daſs die bei 40—44° eintretende Trübung der Flüssigkeit sich mit fortschreitender Temperatur sehr wenig verstärkte und erst bei 55° eine deutliche Abscheidung von koaguliertem Eiweifs auftrat.

Die Versuche der Tabelle V (I. und II. Abteilung) lehren aber weiter, daſs die Vorwärmung des Muskels auch für die späteren Fraktionen nicht belanglos ist, denn dieselben zeigen stets eine Verminderung, die namentlich bei einer Vorwärmung von 15—20 Minuten deutlich ist. Auch in diesem Punkte verhielt sich der unzerstörte Muskel ganz anders als der frische Preſssaft, wie aus Abteilung III hervorgeht. Man kann natürlich sagen, daſs die Verminderung der höher koagulierenden Fraktionen im vorgewärmten Muskel nicht auf die Vorwärmung als solche beruht, sondern auf spontaner Gerinnung oder Totenstarre, die, wie bekannt, durch Erwärmung des Muskels gefördert wird. Im Grunde ist aber auch diese Ausdrucksweise nichts anderes als eine Anerkennung des verschiedenen Verhaltens der Eiweiſskörper innerhalb und auſserhalb des Muskels, denn im Preſssaft erleiden infolge gleicher Vorwärmung die höher koagulierenden Fraktionen keine deutliche Verminderung.

Die Eiweiſsfraktionen des Preſssaftes von Muskeln in verschiedenen Stadien der Totenstarre.

Über Veränderungen im Ablauf der Erstarrungskurve die zu beobachten sind an Muskeln, die in verschiedenem Grade der Totenstarre verfallen, bzw. wieder aus ihr herausgetreten (starrefrei) sind, haben bereits v. Frey[1]) und Reiſsner[2]) Mitteilung gemacht. Zur weiteren Veranschaulichung dieser Veränderungen möge Fig. 7 auf S. 335 dienen.

1) Sitzungsber. der Physik. med. Ges. Würzburg 1905.
2) Diss. Würzburg 1905.

Im Laufe des Absterbens des Muskels verschwindet zuerst der zwischen die beiden ersten Verkürzungsstufen eingeschobene, bei 44—45° liegende Knick der Kurve, die nunmehr in ununterbrochenem Anstiege das erste bei 46—47° liegende (aber nicht mehr so hohe) Maximum erreicht. Mit fortschreitender Starre wird das erste Maximum der Kurve immer undeutlicher und verschwindet schliefslich ganz, während gleichzeitig die dritte Verkürzungsstufe (im Sinne des frischen Muskels) die bereits bei beginnender Starre etwas stärker ausgebildet ist, immer mehr hervortritt. Mit der starken Entwickelung der dritten Stufe geht einher das Zurücktreten oder selbst Verschwinden der vierten Stufe.

Über die Zusammensetzung der Prefssäfte von Muskeln mit verschieden weit entwickelter Starre gibt die nachstehende Tabelle VI Auskunft. Die Muskeln verblieben 12—48 Stunden im Wärmekasten bei 26° und dann meist noch längere Zeit bei Zimmertemperatur, bevor sie der Zerkleinerung und Auspressung unterworfen wurden.

Tabelle VI.

Vers.-Nr.	Rana esculenta	I.	II.	III.	IV.	V.	Summa
		Fraktion					
90	Muskel unerregbar 12 h bei 26° 1 ccm Saft + 3 ccm Ringerlösung	5,5 (38°—46°)	3,0 (46°—53°)	3,5 (53°—63°)	3,5 (64°—74°)	3,0 (74°—82°)	18,5
84	Muskel unerregbar, schlaff. 24 h bei 26°, 96 h bei 15° 1 ccm S. + 3 ccm R.	2,0 (43°—50°)		2,5 (50°—64°)	2,0 (64°—74°)	0	6,5
82	Muskel unerregbar, 48 h bei 26°, 72 h bei 15° 1 ccm S. + 3 ccm R.	1,5 (44°—54°)		1,8 (55°—64°)	2,0 (66°—75°)	0	5,3

Aus dem letzten Stab ist zu entnehmen, dafs die Summe koagulierbaren Eiweifses stetig abnimmt, und zwar hauptsächlich auf Kosten der beiden ersten Fraktionen, die zum gröfsten Teil, und der letzten Fraktion, die ganz verschwindet. Auch die Abnahme der dritten und vierten Fraktion ist deutlich. Das Ge-

samtvolum der Eiweifskoagula geht hier bis auf $^1/_4$ des Normalwertes, in einem weiter anzuführenden Falle sogar auf $^1/_5$ herab. Mit der Verminderung der Menge des koagulierbaren Eiweifses hängt zusammen, dafs in den Versuchen 99 und 86 die beiden ersten Fraktionen nicht mehr getrennt werden können, sowie dafs die Trübung des Saftes erst bei einer etwas höheren Temperatur merklich wird als unter gewöhnlichen Umständen. Anderseits kommt die Abscheidung des flockigen Niederschlages etwas früher als sonst zustande, so dafs schliefslich ein zwischen 50 und 56° gelegener Temperaturbereich auftritt, in dem keine merkliche Eiweifsausscheidung stattfindet.

Im wesentlichen gleiche Veränderungen sind zu beachten, wenn Prefssäfte frischer Muskeln bei Zimmertemperatur oder im Wärmeschrank längere Zeit stehen gelassen werden.

Die folgende Tabelle VII enthält die Ergebnisse dreier derartiger Versuche.

Tabelle VII.

Vers.-Nr.	Rana esculenta	Spontane Gerinnung	I.	II.	III.	IV.	V.	Summa
			Fraktion					
7	1 ccm Saft + 3 ccm Ringerlösung	4,5 24 h b. 15°	5,5 (37°—44°)	2,5 (48°—55°)	3,0 (59°—67°)	3,0 (67°—74°)	2,0 (75°—82°)	20,5
49	»	4,5 6 h b. 26°	3,5 (36°—46°)	3,0 (47°—55°)	3,0 (56°—65°)	3,0 (66°—73°)	2,0 (74°—81°)	19,0
72	»	2,5 6 h b. 26° 20 h b. 15°	4,0 (39°—46°)	2,5 (47°—54°)	3,0 (55°—64°)	3,5 (65°—72°)	1,5 (73°—80°)	17,0

Obwohl dieselben aus Furcht vor der schwer vermeidbaren Fäulnis nicht solange ausgedehnt wurden, wie die Versuche an unzerkleinerten Muskeln (vgl. Tabelle VIII), so ist doch auch hier zu erkennen, dafs sich die beiden ersten Fraktionen vorwiegend an der Spontangerinnung des Saftes beteiligen.

Um die Beziehung zwischen der Erwärmungskurve und dem Gehalt des Muskels an koagulierbarem Eiweifs in den verschiedenen Stadien der Totenstarre genauer kennen zu lernen, habe ich einige Versuche angestellt, über die Tabelle VIII und Fig. 7 berichten: Der Frosch wurde getötet, die Hinterbeine ab-

getrennt, enthäutet und in Ringerlösung versenkt, in der sie durch eine in der Tabelle angegebene Zeit bei 26° (im Thermostaten) oder bei Zimmertemperatur verweilten. Das Präparat 89 begann in die Starre einzutreten, das Präparat 99 war starr, 86 wieder schlaff (starrefrei); alle drei unerregbar. Von jedem der drei Präparate wurde sodann ein Sartorius abgelöst und in der stets geübten Weise der Wärmestarre unterworfen unter Aufzeichnung seiner Längenänderung (vgl. Fig. 7). Die übrige Muskelmasse wurde sodann in der eingangs beschriebenen Weise zerkleinert und ausgeprefst, der Prefssaft zur Abscheidung der Eiweifskörper benutzt.

Tabelle VIII.

Vers.-Nr.	Rana esculenta	I. Fraktion	II. Fraktion	III. Fraktion	IV. Fraktion	V. Fraktion	Summa
89	12 h bei 26° 1 ccm Saft + 3 ccm Ringerlösung	4,0 (39°—46°)	2,5 (48°—55°)	3,0 (56°—66°)	3,0 (67°—75°)	0,5 (76°—84°)	13,0
99	24 h bei 26° 1 ccm S. + 3 ccm R.	2,5 (40°—52°)		2,5 (54°—65°)	2,0 (66°—75°)	0,5 (75°—80°)	7,5
86	30 h bei 26° 96 h bei 15° 1 ccm S. + 3 ccm R.	0,5 (44°—50°)		2,5 (56°—63°)	1,5 (64°—74°)	0	4,5

Die Versuche lassen erkennen, dafs mit der Abnahme der beiden ersten Eiweifsfraktionen der sonst so äuffällige, steile Anstieg der Kurve zum ersten Maximum bei 46° immer unansehnlicher wird. Dafs er in Kurve 86 ganz fehlt, obwohl der Prefssaft noch eine kleine Menge niedrig koagulierenden Eiweifses enthält, erklärt sich vielleicht durch die Annahme, dafs nicht in allen Muskeln des Schenkels die Starre (bzw. deren Lösung) ebensoweit gediehen war wie im Sartorius. Das Verschwinden der fünften Fraktion findet sich hier ebenso wie in den Versuchen 82 und 84 der Tabelle VI. Sehr deutlich ist auch die Abnahme der dritten und vierten Fraktion. Damit steht in gutem Einklang das Verschwinden der vierten Verkürzungsstufe in der Kurve; dagegen mufs es überraschen, dafs trotz der Verminderung der dritten Fraktion die in die gleichen Temperaturgrenzen eingeschlossene dritte Verkürzungsstufe so überaus deutlich hervortritt.

Ich komme hier auf eine Frage zurück, die bereits durch v. Frey und Reifsner berührt worden ist. Sie betrifft die Abhängigkeit der Gröfse der Muskelverkürzung von der Menge

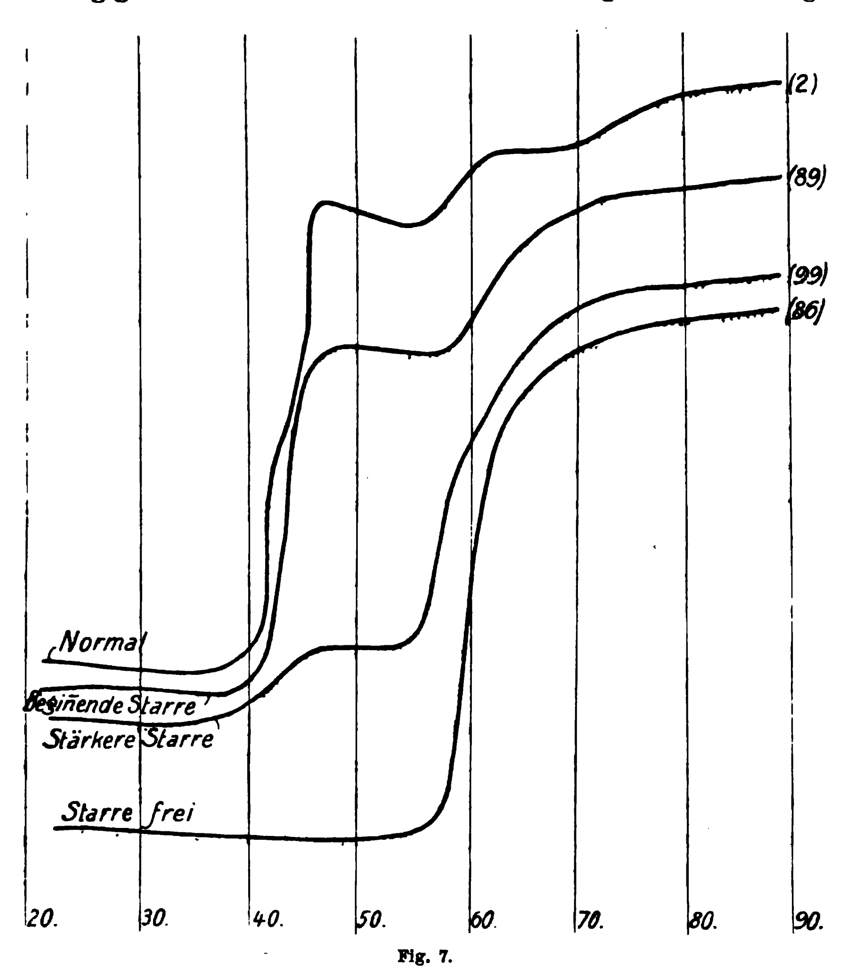


Fig. 7.
Vier Erstarrungskurven von Sartorien, frisch und in verschiedenen Stadien der Totenstarre.

des koagulierbaren Eiweifses. Die beiden genannten Autoren haben darauf hingewiesen, dafs die Verkürzungsgröfse nicht allein bedingt sein kann durch die Menge des gebildeten Koagulums, sondern dafs auch die Ausgangslänge des Muskels in Betracht kommt. Verliert also bei beginnender Starre das erste Maximum an Höhe, so tritt der Muskel mit gröfserer Ausgangs-

länge in die dritte Verkürzungsstufe, die demgemäfs deutlicher wird, ganz übereinstimmend mit dem Verhalten des zuckenden Muskels, dessen Längenänderung gröfser ist bei freier als bei unterstützter Last.

Die ansehnliche Verkürzung, die der starrefreie Muskel oberhalb 50° eingeht, legt übrigens die Vermutung nahe, dafs an ihr die Eiweifskörper des Muskels nicht allein beteiligt sind, sondern auch Bestandteile des Muskelgerüstes oder Stroma.

Ich habe zwei Versuche ausgeführt, die in dieser Richtung gedeutet werden können. Der Sartorius eines eben getöteten Frosches wurde von dem Oberschenkel abgelöst und gut mit Kieselgur umhüllt in der hydraulischen Presse einem Druck von 900 Atmosphären ausgesetzt. Der Muskel verliert dabei nicht seinen Zusammenhang, wird aber in ein papierdünnes, durchsichtiges trockenes Häutchen verwandelt. Ich liefs dasselbe 3—4 Stunden in Ringerlösung quellen und unterwarf es dann einem Erwärmungsversuch, der die in Fig. 8 mit 68 bezeichnete Kurve lieferte.

Dieselbe hat sehr grofse Ähnlichkeit mit der Kurve des starrefreien Muskels (62) wie sie bereits in Fig. 7 gegeben ist und hier zur bequemeren Vergleichung wiederholt ist. Es erscheint nicht ungerechtfertigt anzunehmen, dafs die gröfsere Höhe der letzteren dadurch bedingt ist, dafs sowohl unlösliches (gequollenes) wie gelöstes Eiweifs (der dritten Fraktion) koaguliert wird. Welche Bestandteile des Muskelgerüstes an der Verkürzung beteiligt sind, mufs vorläufig unentschieden bleiben. Doch hat die durch v. Frey und Reifsner diskutierte Annahme viel für sich, dafs das Bindegewebe des Muskels wesentlichen Anteil hat. Dieselbe stützt sich auf die Erfahrung, dafs Erwärmungsversuche an Muskelsehnen Kurven liefern, die ganz wie die des starrefreien Muskels erst oberhalb 55° eine Verkürzung zeigen, die rasch und kräftig einsetzt. Ich habe in vorstehender Figur die Erwärmungskurve einer Bicepssehne eingesetzt, die aus Dr. Reifsners Versuchen stammt und in Rücksicht auf die geringe Länge der Sehne doppelt so stark vergröfsert ist als die Kurven der Sartorien. Der einzige auffällige Unterschied solcher Kurven

besteht in der raschen Wiederausdehnung und schliefslichen Zerreifsung der Sehnen, welche durch die Umwandlung des Bindegewebes in Lemi bedingt ist.

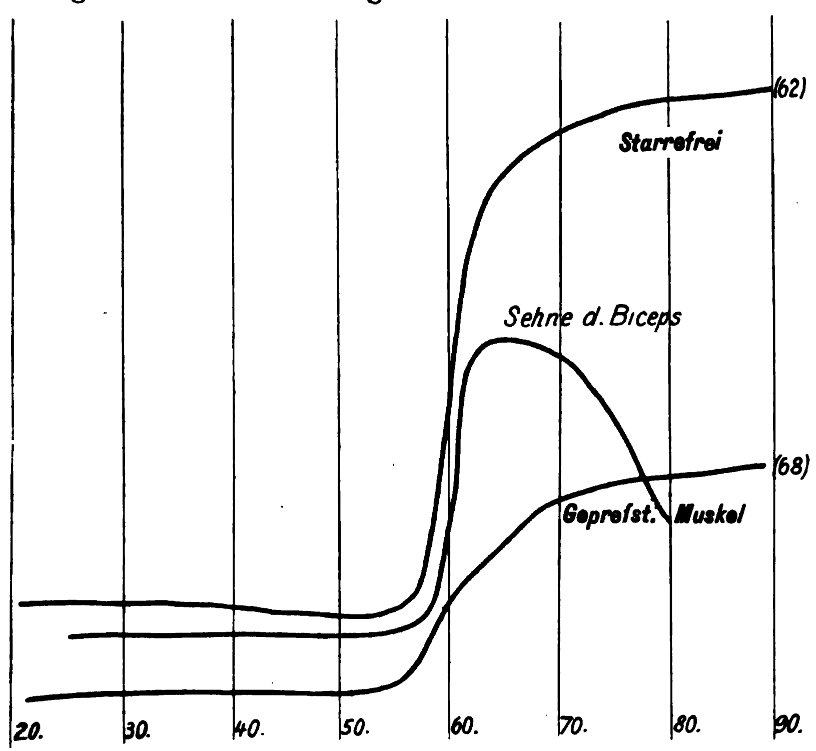


Fig. 8.
Vergleich der Erstarrungskurven vom starrefreien Muskel, vom ausgeprefsten Muskel und von einer Sehne.

Schlufsbetrachtungen.

Die Ergebnisse meiner Untersuchung haben mich gelehrt, dafs die Aufgabe viel verwickelter ist als ich anfänglich erwartete. Die Erfahrungen, die ich sammeln konnte, sind daher bei weitem nicht ausreichend, um die Vorgänge der Wärmestarre im Muskel klar zu übersehen. Dennoch scheinen sie mir der Mitteilung wert, weil sie gewisse Annahmen ausschliefsen, die ich und wohl auch andere bisher als selbstverständlich betrachteten. Es scheint mir ferner wichtig, hervorzuheben, in welchen Punkten meine Erfahrungen mit denen anderer übereinstimmen. Ich hoffe, da-

durch beizutragen zu einer Klärung der Fragestellung für eine Fortsetzung der Versuche, die sehr wünschenswert ist.

In dieser Richtung möchte ich namentlich Nachdruck legen auf den folgenden Satz, der eine unabweisbare Folgerung aus meinen Versuchen ist:

Die Verkürzungsstufen eines bis 90° erwärmten Muskels decken sich durchaus nicht notwendig mit den Eiweifsniederschlägen, die bei der fraktionierten Koagulation seines Saftes auftreten. Die Gründe für diese Unstimmigkeit sind mehrfache. Es liegt das teils in den Mängeln der fraktionierten Koagulation von Eiweifslösungen überhaupt, besonders von Lösungen mit einer Vielheit von Eiweifskörpern, wie der Prefssaft des Muskels eine darstellt. Die Trennung der einzelnen Fraktionen ist, wie die oben beschriebenen Versuche lehren, auf diesem Wege stets mit einer gewissen Unsicherheit behaftet. Die Abscheidungsgrenzen haben die Neigung, untereinander zu verfliefsen. Die Unschärfe der Methode kann aber unmöglich allein verantwortlich gemacht werden. Die Tatsache, dafs eine beträchtliche Eiweifsfraktion regelmäfsig ausfällt zwischen 47 und 55°, d. h. innerhalb Temperaturgrenzen, in denen der Muskel keine Spur von Verkürzung zeigt, mufs wahrscheinlich so gedeutet werden, dafs sie im Muskel eine andere Gerinnungstemperatur besitzt wie im Saft.

Nimmt man an, dafs die Gerinnungstemperatur der zweiten Fraktion innerhalb des Muskels niedriger liegt, nämlich zwischen 44 und 47°, so würden sich die Ergebnisse der beiden Verfahrungsarten in ziemlich guter Übereinstimmung befinden, d. h. es würde jeder Verkürzungsstufe des Muskels eine Eiweifsfraktion des Saftes zugeordnet werden können.

Läfst man diesen Erklärungsversuch gelten, so erhebt sich sofort die Frage, in welcher Beziehung die fünf Fraktionen bzw. Verkürzungsstufen zu den durch v. Fürth näher gekennzeichneten Eiweifskörpern des Muskels stehen. Die nächstliegende Annahme ist, dafs die erste und zweite Fraktion dem löslichen Myogenfibrin und Myosin entsprechen, wobei freilich angenommen

werden mufs, dafs die Koagulationstemperatur des löslichen Myogenfibrins im Prefssaft von Rana esculenta höher liegt (37—46°) als v. Fürth sie, im wesentlichen nach Versuchen an Kaninchenmuskeln, gefunden hat, und dafs, wie bereits ausgeführt, das Myosin im Muskel eine erheblich niedrigere Gerinnungstemperatur hat als im Prefssaft.

Die Gleichsetzung der ersten und zweiten Fraktion des Prefssaftes mit dem löslichen Myogenfibrin und dem Myosin v. Fürths (unter den genannten Bedingungen) wird gestützt durch zwei bereits angeführte Erfahrungen:

a) Die Neubildung globulinartigen, niedrig koagulierenden Eiweifses im Prefssaft nach Aussalzung der ursprünglich vorhandenen Anteile.

b) Das Verschwinden oder doch die starke Verminderung der beiden ersten Fraktionen bei der Totenstarre.

Die dritte Fraktion wäre dann als Myogen anzusprechen, womit ihre Gerinnungstemperatur im Einklang steht. Die entsprechende Verkürzungsstufe des Muskels kann aber nicht durch diese Fraktion allein bedingt sein. Sie ist zum Teil verursacht durch die Koagulation von Stromaeiweifs oder von Bindegewebe oder von beiden.

Was die vierte Fraktion betrifft, so ist oben gezeigt worden, dafs sie nicht aus dem Blute stammen kann. Auch die Annahme, dafs sie sich von der Lymphe herleitet, hat wenig für sich. Es ist zwar nicht zu erwarten, dafs die Eiweifskörper der Lymphe selbst bei langer Durchspülung der Blutgefäfse aus dem Gewebe völlig verdrängt werden können; ihre Anwesenheit zugegeben, scheint es aber doch wenig wahrscheinlich, dafs ihre Koagulation in der Muskelkurve einen so deutlichen Ausdruck finden sollte, wie ihn die vierte Verkürzungsstufe darstellt.

Über Dauerverkürzungen an gelähmten Muskeln.

Von

Dr. **Seiichiro Saito** aus Hirasawa.

(Aus dem physiologischen Institut zu Würzburg.)

Die Wirkung des konstanten Stromes auf den entnervten Muskel äufsert sich mechanisch in dreierlei Weise: als Zuckung, als Tetanus und als Dauerverkürzung. Die Auffassung des Tetanus als eine Summe von Zuckungen ist so wohlbegründet, dafs auf eine Diskussion derselben hier nicht eingegangen zu werden braucht. Dagegen ist die Beziehung der Dauerverkürzung zu den beiden vorgenannten Zuständen noch eine offene Frage. Eine Durchsicht der Literatur zeigt, dafs die Dauerverkürzung meist als eine besondere Form der Erregung betrachtet wird, es mufs aber zugegeben werden, dafs diese Annahme mit gewissen Schwierigkeiten verknüpft ist.

1. Die Dauerverkürzung ist nicht oszillatorischer Natur, soweit dies aus der Form der Kurve entnommen werden kann.
2. Die Dauerverkürzung ist auch am stark ermüdeten Muskel ebenso leicht, wenn nicht leichter zu erhalten, als am frischen, die tetanische Erregung nur am frischen Muskel.

Ein geeignetes Verfahren, die erregenden Wirkungen des konstanten Stromes auszuschalten, bot sich in der Lähmung

der Muskeln durch Narkotika oder durch Lösungen gewisser Elektrolyte.

Ich habe, einem Vorschlage des Herrn Prof. v. Frey folgend, Muskeln durch Einhängen in solche Lösungen ihrer Erregbarkeit beraubt und auf ihr mechanisches Verhalten unter der Wirkung konstanter Ströme geprüft.

Zur Aufschreibung der Längenänderungen des gelähmten Muskels habe ich mich eines sog. Doppelmyographions bedient, das sich von der bekannten Einrichtung Herings[1]) durch ein geringeres Trägheitsmoment der drehbaren Teile, im übrigen aber nur in unwesentlichen Stücken unterscheidet. (Fig. 1.) Der in der Mitte durch die Klemme *K* leicht gefaſste Muskel *MM* endet in zwei Fäden, die über kleine Rollen R_1 und R_2 zu den unterhalb der feuchten Kammer parallel über einander angebrachten Schreibhebeln laufen. Die den Muskel spannenden Gewichte wurden an die Hebelachsen gehängt.

Als Versuchsmuskel diente in allen Fällen der Sartorius. Die Abtrennung und Unterbindung seiner oberen Sehne bedarf besonderer Sorgfalt, läſst sich aber nach einiger Übung ohne jede Verletzung des Muskels ausführen, wie sich aus der Stromlosigkeit solcher Muskeln ergibt. Um dem Übelstande zu begegnen, der für die Anlegung der Elektroden und die Zu- wie Ableitung der Ströme in die kurzen und namentlich am Knieende des Muskels sehr dünnen Sehnen gegeben ist, habe ich auf beide Sehnen Stücke von dicken, mit Kochsalzlösung durchtränkten Baumwollfäden aufgebunden. Ihre Länge betrug etwa 10 mm. An diese künstliche Fortsetzung des Muskels wurden in der Regel die zu- bzw. ableitenden Elektroden angelegt, die nach den Angaben Burdon-Sandersons[2]) verfertigt waren. Die Messung der zugeleiteten Ströme sowie der Eigenströme der Muskeln geschah durch ein Galvanometer Deprez-d'Arsonval aus der Werkstätte Siemens & Halske.

Zur Lähmung der Muskeln habe ich hauptsächlich Stoffe von geringer Dampfspannung aus der Gruppe der indifferenten

1) E. Hering, Wiener Sitzungsber. 1879, Bd. 79, 3. Abt.

2) Siehe Schäfers Textbook of Physiology. London 1900, vol. 2 p. 410.

Narkotika gewählt, daneben aber auch Kaliumsalze oder solche Mischungen derselben mit anderen Elektrolyten, welchen nach Overton[1]) zwar lähmende aber nicht tötende Wirkung zukommt. Endlich habe ich isotonische Rohrzuckerlösungen mit für die Erhaltung der Erregbarkeit unzureichendem Gehalt an Kochsalz zum Vergleiche herangezogen. In allen Fällen wurde der Muskel nach Schlufs des Versuchs in isotonische Ringerlösung übergeführt u. die Wiederherstellung der Erregbarkeit geprüft.

Eine Vorbedingung der Versuche war die Auswertung der Konzentrationen und Einwirkungszeiten. Da alle Narkotika bei

1) Overton, Archiv f. d. ges. Physiolog. 1904, Bd 105 S. 176.

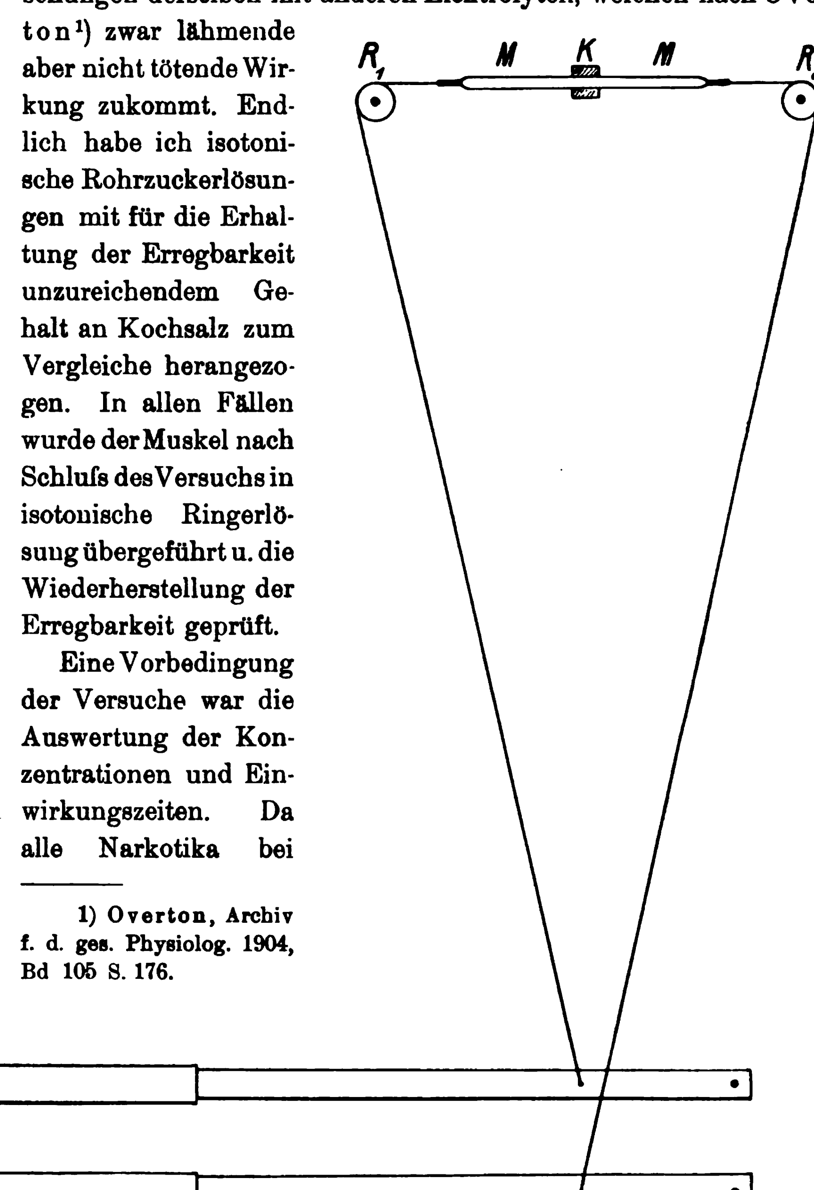


Fig 1. Schematische Darstellung des gebrauchten Doppelmyographen.

höherer Konzentration oder längerer Wirkung die Muskeln töten, war es nötig, die zur völligen Lähmung eben zureichende Konzentration und Wirkungszeit in Erfahrung zu bringen. Das Ergebnis dieser Vorversuche findet sich in der umstehenden Tabelle zusammengestellt, in der auch angegeben ist, ob die gewählte Konzentration und Wirkungszeit zur vollständigen Lähmung genügte.

Die eingetretene Unerregbarkeit wurde durch einen Induktionsapparat mit schwingendem Hammer und übereinandergeschobenen Rollen geprüft.

I. Wirkung der Durchströmung auf den gelähmten Muskel.

Wird der Sartorius in eine der fünf vorgenannten Lösungen für etwa zwei Stunden eingehängt und dann im Doppelmyographion von einem konstanten Strom in seiner ganzen Länge durchflossen, so treten Zuckungen oder Tetanus weder bei Schliefsung noch bei Öffnung des Stromes auf. Dagegen kann es zu einer mehr oder weniger deutlichen Dauerverkürzung kommen. Die Stromstärke, in welcher sie eintritt, sowie der Betrag der Verkürzung ist sehr wechselnd und hängt sowohl von der Art der lähmenden Lösung wie auch von der vorläufig nicht näher definierbaren Beschaffenheit des Muskels ab. Die kleinste Stromstärke, bei der ich noch gute Schliefsungsdauerverkürzung gesehen habe, ist 0,02 MA (Milliampere) bei einem durch 6 proz. Rohrzucker + 0,04 proz. NaCl gelähmten Muskel; anderseits verfüge ich über das Beispiel eines Sartorius, der nach $5^1/_2$ stündigem Aufenthalt in einer gleichen Lösung mit Stromstärken von 0,07—0,1 MA keine oder nur eine Spur von Dauerverkürzung zeigte, obwohl er zurückgebracht in Ringer nach 20 Stunden noch gute Zuckungen gab und schwache aber deutliche Dauerverkürzung bei 0,06 MA. Die stärksten Dauerverkürzungen sah ich bei den Narkosen mit Amylenhydrat. So verkürzte sich in einem Falle bei Durchströmung mit 0,3 MA die kathodische Hälfte um 3,3 mm, die anodische Hälfte um 1 mm. Sehr geringfügig und bei längerem Stromschlufs rasch schwindend waren die Dauerverkürzungen der Muskeln, die nach zweistündigem Aufenthalt in 6 proz. Rohr-

Tabelle.

Die meisten Versuche wurden ausgeführt mit folgenden Lösungen:

1. 0,05 proz. Phenylurethan in Ringer.
2. 0,05—0,1 proz. Hypnon in Ringer.
3. 2—$2^1/_2$ proz. Amylenhydrat in Ringer.
4. 0,66 proz. NaCl + 0,15 proz. KCl + 0,02 proz. $CaCl_2$.
5. 6 proz. Rohrzucker + 0,04 proz. NaCl.

	Art der Lösungen	Zeit der Einwirkung bzw. bis zur Lähmung	Bemerkungen
1.	10 proz. Alkoholringer	ungefähr 10 Min.	Nach Ringer Erholung sehr gering
	5 » »	24 h nicht völlig gelähmt	Erholung war sehr gut
2.	6 » Rohrzucker	2 h	Nach der Erholung wie normal
	6 pr. Rohrz. + 0,04 pr. NaCl	2 h bis 2 h 40′	Erholung sehr gut
3.	1,8 pr. Kaliumäthylosulfat (vorher 15′ in 6 pr. Rohrz.)	2 h bis 3 h	Erholung gut
4.	2 pr. Kaliumtartrat (vorher 15′ in 6 pr. Rohrzucker)	2 h 15′	Keine Erholung
5	0,66 pr. NaCl + 0,15 pr. KCl + 0,02 pr. $CaCl_2$ + 100 H_2O	1 h 50′ bis 2 h	Erholung gut
6.	0,2 proz. Veronalringer	24 h nicht gelähmt	—
	0,4 » »	do.	—
	0,5 » »	do.	—
7.	4 proz. Urethanringer	1 h	Keine Erholung; Musk. weiſs u. steif
	2 » »	2 h	Erholung gut
8.	0,1 pr. Phenylurethanringer	30′	Keine Erholung
	0,05 » »	1 h 45′ bis 6 h 30′	Erholung sehr gut; wie normal
9.	4 pr. Amylenhydratringer	1 h (Muskel starr)	Keine Erholung
	3 » »	1 h 35′	Erholung nicht gut
	2 » »	24 h 15′	Erhol. ziemlich gut
10.	0,285 proz. Hypnonringer	15′	Keine Erholung
	0,2 » »	1 h 15′	Erhol. in geringem Maſse
	0,1 » »	2 h 20′ bis 4 h	Erholung trat ein
	0,05 » »	3 h bis 4 h	Erholung gut.

zucker in Kaliumäthylosulfat überführt und dadurch gelähmt worden waren. Es bedurfte einer Stromstärke von 0,3—0,4 MA, um überhaupt sichtbare Erfolge zu erzielen. In Ringer überführt gaben dieselben Muskeln schon bei Stromstärken unter 0,1 MA deutliche und andauernde kathodische Verkürzungen.

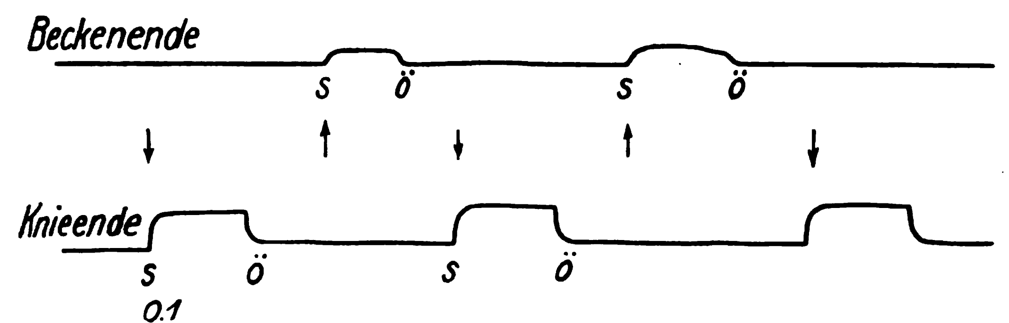


Fig. 2. Muskel durch 2,5 proz. Amylenhydrat gelähmt. Obere Linie vom Beckenende, untere vom Knieende des Muskels geschrieben. Ein Strom von 0,1 Milliampere wird abwechselnd ab- und aufsteigend geschlossen. *S* = Schliefsung, *Ö* = Öffnung. 33 mm = 1 Minute.

Die Formen der Dauerverkürzungen sind ziemlich verschieden. Ströme bis zu 0,1 MA geben, sofern sie überhaupt wirken, in der Regel nur auf der Kathodenseite eine Schliefsungsdauerverkürzung, die dann meist unverändert bestehen bleibt, so lange der Strom geschlossen ist. Auf- und Abstieg der Kurve geschieht in Gestalt gekrümmter Linien, wie aus Fig. 2 zu ersehen ist. Dieselbe läfst auch deutlich die überwiegende Wirkung an dem Knieende des Muskels erkennen, entsprechend der dort gröfseren Stromdichte. Am Beckenende (obere Linie) sind die kathodischen Dauerverkürzungen kleiner und bei längerer Schliefsung auch an Höhe abnehmend.

Stärkere Ströme von 0,2 MA und darüber geben in der Regel auf beiden Muskelhälften eine Verkürzung, die aber auf der Kathodenseite stärker ist. Die Verkürzung läfst im Laufe der Durchströmung nach (Fig. 3) und kann vor der Stromöffnung verschwinden (Fig. 4). Aufserdem nimmt die Wirkung mit jedem Stromschlufs ab, so dafs zur Erzielung gleichbleibender Dauerverkürzung immer stärkere Ströme erforderlich sind. Zur Erzielung von Öffnungsdauerverkürzungen bedarf es wie bekannt

stärkerer Ströme und vor allem längerer Durchströmung. An einem frischen d. h. durch 6 proz. Rohrzucker + 0,04 Na Cl gelähmten aber noch nicht durchströmten Muskel erhielt ich mit 0,185 MA nach einer Durchströmung von zwei Minuten Dauer eine Öffnungsverkürzung an der Anode im Betrage von 0,7 mm, die 7—8 Sekunden anhielt und dann allmählich schwand. Meistens habe ich zur Erzielung der Öffnungsverkürzung etwas stärkere Ströme verwendet. Wiederholung des Versuches mit gleicher Stromstärke und Durchströmungsdauer gibt immer mehr abnehmende Erfolge. Zu gleichen Ergebnissen gelangte ich, wenn ich zur Lähmung der Muskeln Phenylurethan oder Amylenhydrat verwendete.

Aus diesen Erfahrungen ergibt sich mit aller Deutlichkeit,

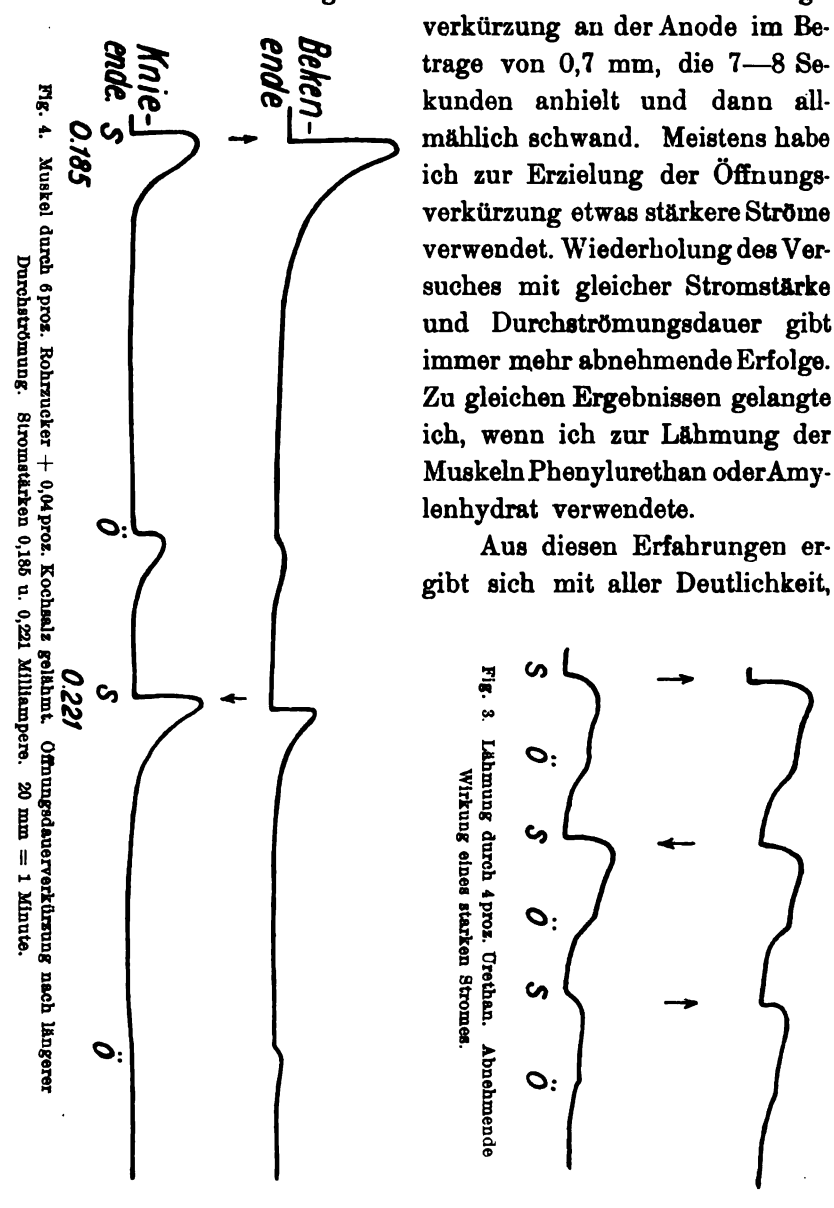


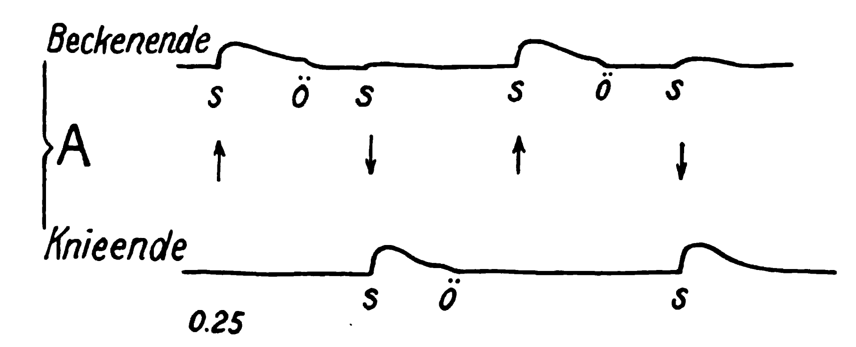
Fig. 4. Muskel durch 6 proz. Rohrzucker + 0,04 proz. Kochsalz gelähmt. Öffnungsdauerverkürzung nach längerer Durchströmung. Stromstärken 0,185 u. 0,221 Milliampere. 20 mm = 1 Minute.

Fig. 3. Lähmung durch 4 proz. Urethan. Abnehmende Wirkung eines starken Stromes.

dafs kathodische Dauerverkürzungen bei der Schliefsung und anodische bei der Öffnung eines konstanten Stroms ohne Schwierigkeit erzielt werden können an Muskeln, die so tief narkotisiert sind, dafs sie weder auf konstante noch auf induzierte Ströme mit irgend einem Erregungsvorgang antworten. Es mufs indessen gesagt werden, dafs die Dauerverkürzungen des narkotisierten Muskels nicht in allen Stücken übereinzustimmen brauchen mit denen des erregbaren Muskels. Was die Stärke der Verkürzung betrifft, so ist sie am Kaliummuskel für die gleiche Stromstärke stets geringer als am erregbaren Muskel, bzw. der Kaliummuskel reagiert nicht auf Stromstärken, die am frischen Muskel schon deutliche Dauerverkürzung geben. Bei den Zuckermuskeln (6% Rohrzucker + 0,04% NaCl) sowie bei den Amylenhydratmuskeln ist das Verhältnis umgekehrt, indem die Dauerverkürzungen des gelähmten Muskels in der Regel höher sind als die des erregbaren. In Bezug auf die Dauer der Schliefsungsverkürzung ist dagegen, soviel ich sehe, der erregbare Muskel dem gelähmten Muskel stets überlegen, insofern als bei letzterem selbst bei kurzer Schliefsungsdauer die Verkürzung in der Regel rasch abnimmt, während sie beim erregbaren Muskel längere Zeit gleichmäfsig bestehen kann. Vgl. Fig. 5. Die bezeichnete Verschiedenheit kann sich auch in der Weise äufsern, dafs der narkotisierte Muskel nach mehrmaliger Durchströmung mit stetig abnehmendem Erfolg schliefslich überhaupt keine Dauerverkürzung für die gebrauchte Stromstärke mehr gibt, während der erregbare Muskel in dieser Richtung viel andauernder ist. Trotz dieser Verschiedenheiten kann nicht zweifelhaft sein, dafs die Dauerverkürzung des narkotisierten Muskels im wesentlichen auf denselben Veränderungen beruhen mufs, wie die des erregbaren Muskels, woraus folgt, dafs der Vorgang wohl nicht als eine Erregungserscheinung aufgefafst werden kann. Worin die Dauerverkürzung im Grunde besteht, wird sich ohne besondere Untersuchung nicht feststellen lassen. Es kann aber wohl keinem Zweifel unterliegen, dafs es sich um eine örtliche Änderung der Wasserverteilung (Quellung?) handelt, die durch die polarisatorischen Wirkungen des Stroms bedingt ist.

II. Idiomuskuläre Verkürzung am narkotisierten Muskel.

Nachdem sich die galvanische Dauerverkürzung als eine vorübergehende .polare Formänderung des Muskels herausgestellt



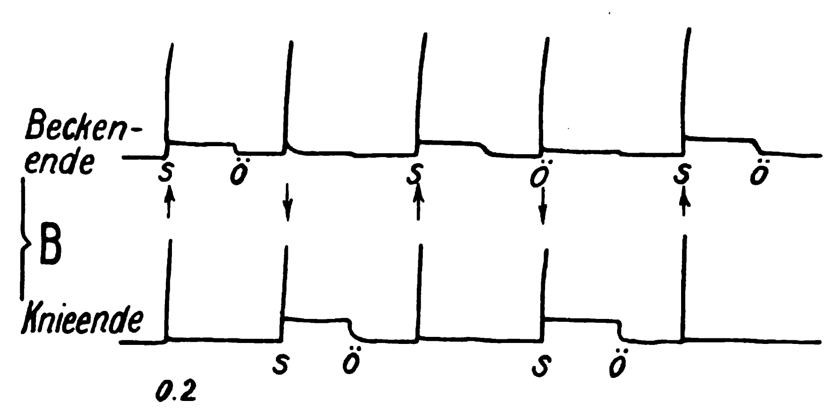


Fig. 5 A. Der Muskel ist durch 0,05proz. Phenylurethan gelähmt.
B. Der Muskel ist nach 16stünd. Verweilen in Ringerlösung wieder sehr gut erregbar, 38 mm = 1 Minute.

hatte, die auch bei Ausschaltung aller Erregungsvorgänge zustande kommen kann, lag es nahe, zu versuchen, ob nicht auch die sog. idiomuskuläre Kontraktion wenigstens zu einem Teile auf einem ähnlichen Vorgang beruht.

Zur Prüfung dieser Frage habe ich den narkotisierten Muskel in der früher beschriebenen Weise in meinem Doppelmyographion befestigt und dann unter eines seiner Enden einen Glasstreifen geschoben, so dafs der Muskel der oberen Fläche desselben leicht

auflag. Auf diesen Teil des Muskels liefs ich dann quer zur Richtung seiner Fasern die Kante eines Fallhammers aufschlagen, den ich mir auf folgende einfache Weise herstellte. (Fig. 6). Ein Holzstreifen *HH* von 30 cm Länge, 1,4 cm Breite und 0,15 cm Dicke war in der Mitte seiner Länge von einer Achse *A* durchbohrt, mit der er sich sehr leicht in einem Spitzenlager drehte.

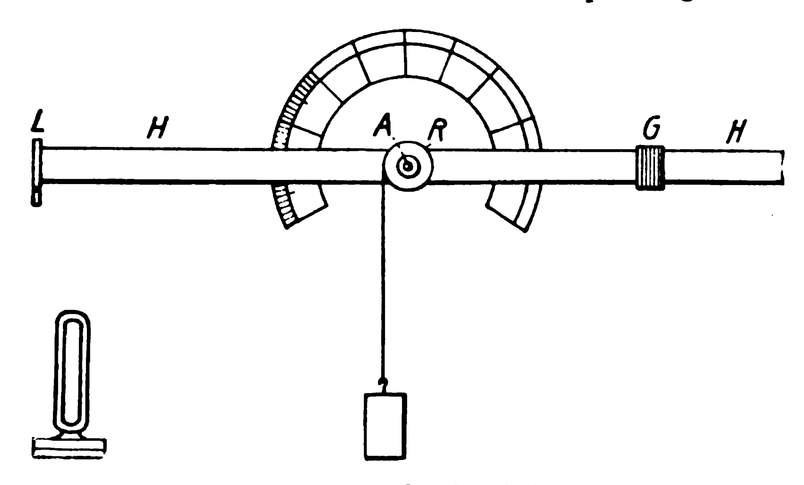


Fig. 6. Aufrifs der wesentlichen Teile des gebrauchten Schlaghebels in 1/3 der natürlichen Gröfse. Links unten ist die Schlagleiste, von der Stirnseite gesehen, in natürlicher Gröfse gezeichnet.

An dem einen Ende dieses doppelarmigen Hebels war eine zur Achse parallele, nach unten etwas vorspringende metallene Leiste *L* befestigt, die 1 mm breit und 10 mm lang war. Um zu vermeiden, dafs sie beim Aufschlagen auf den Muskel ihn mit ihren scharfen Kanten beschädige, war auf ihre Unterfläche ein Streifchen Leder von gleichen Dimensionen gekittet. Der andere Hebelarm trug ein kleines Laufgewicht *G*, das der vollkommenen Äquilibrierung diente.

Auf der Achse war aufserdem eine Rolle *R* von 1,7 cm Durchmesser befestigt, an die das Gewicht gehängt wurde, das dem Hebel die nötige Winkelbeschleunigung erteilen sollte. Zur Veränderung dieser und damit der lebendigen Kraft, mit der der Hebel auf den Muskel aufschlug, habe ich verschiedene Gewichte an die Rolle gehängt, dagegen den Winkel, um den der Hebel sich drehte, stets gleich 50° gewählt. Mit anderen Worten, es

wurde die lebendige Kraft des Schlages und die Geschwindigkeit, mit der die Leiste den Muskel traf, stets gleichzeitig und gleichsinnig, wenn auch letztere in viel geringerem Grade, geändert. Da es mir nur darauf ankam, die Wirksamkeit mechanischer Insulte überhaupt zu ermitteln, bin ich in eine Untersuchung der Bedeutung ihrer physikalischen Eigenschaften nicht eingetreten. Die unten angegebenen Zahlen gestatten aber wenigstens den Eingriff seiner Gröfsenordnung nach zu vergleichen mit denen, die Tigerstedt[1]) seinerzeit zur Reizung der Nerven anwandte.

Als Beispiel für die Wirkung solcher Schläge möge (Fig. 7) dienen. Es werden 3 Schläge in Intervallen von 86 und 81 Sek.

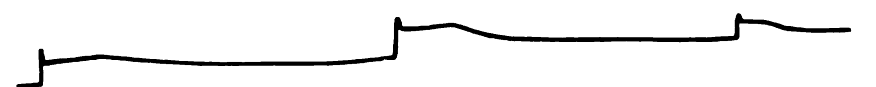


Fig. 7. 3 Schläge des Fallhammers auf das Knieende eines gelähmten Muskels (2proz. Amylenhydrat).

auf den Muskel geführt mit dem Gewicht von 500 g an der Rolle. Die lebendige Kraft des Schlages ist 362700 erg oder 370 gcm in technischem Mafs; die Geschwindigkeit, mit der die Leiste den Muskel trifft, berechnet sich auf Grund des bekannten Trägheitsmomentes zu 375 cm/sek.

Der Erfolg jedes Schlages zeigt sich zunächst in einer Zacke, die bedingt ist durch die unvermeidliche Zerrung des Muskels; sie darf nicht als eine Zuckung aufgefafst werden, weil der Muskel durch einen dreistündigen Aufenthalt in 2% Amylenhydrat vollständig gelähmt ist und weder auf induzierte noch auf konstante Ströme mit irgend einer Erregungserscheinung antwortet. An die Zacke schliefst sich die Dauerverkürzung an, die einige Sekunden konstant bleibt und dann im Verlaufe von etwa 1 Minute allmählich schwindet.

Die schwächsten Schläge, die ich am Amylenhydratmuskel wirksam fand, besafsen eine lebendige Kraft von rund 70000 erg oder 70 gcm bei einer linearen Geschwindigkeit der Schlagleiste

1) Tigerstedt, Studien über mechanische Nervenreizung. Helsingfors 1880.

von 320 cm/sek. Da die Breite des Muskels etwa 6 mm beträgt, die der Leiste 1 mm, so werden 6 qmm der Oberfläche des Muskels von dem Schlage getroffen, was einer lebendigen Kraft von rund 100 gmm auf den qmm gleichkommt. Ungefähr denselben Schwellwert erhielt ich auch an Muskeln, die durch Phenylurethan oder Rohrzucker mit Spuren von Kochsalz gelähmt waren, während die Kaliummuskeln, ganz übereinstimmend mit ihrem Verhalten gegen konstante Ströme, stärkerer Schläge bedurften.

Werden die gelähmten Muskeln in Ringer übergeführt, so gewinnen sie ihre Erregbarkeit wieder und der Erfolg des Schlages besteht dann entweder in einer Zuckung oder in einer Zuckung mit anschliefsender Dauerverkürzung; der erste Fall gilt für schwache Schläge, der zweite für Schläge von etwa der gleichen Stärke, wie sie am gelähmten Muskel zur Erzielung der Dauerverkürzung erforderlich ist.

Es dünkt mich auf Grund dieser Beobachtung nicht unwahrscheinlich, dafs auch bei der sog. indiomuskulären Kontraktion der gleiche Vorgang eine Rolle spielt oder genauer, dafs sie besteht einmal aus einer Zuckung, die sich mit mehr oder weniger grofsem Dekrement ausbreitet und zweitens aus einer längerdauernden Aufwulstung, die eine von der Erregung verschiedene, rückgängige Formänderung darstellt.[1] Da indessen eine genauere mechanische Untersuchung der idiomuskulären Kontraktion bis jetzt aussteht, so kann ich für meine Annahme vorläufig Beweise nicht beibringen.

Als das Ergebnis meiner Versuche kann ich folgende beiden Sätze aufstellen:

1. Der narkotisierte Muskel gibt, durchflossen von Kettenströmen sowohl Schliefsungs- wie Öffnungsdauerverkürzung, die im wesentlichen denselben Regeln folgen, wie sie für den erregbaren Muskel gelten.
2. Der narkotisierte Muskel kann, wie der erregbare, durch Schläge zu idiomuskulären Verkürzungen veranlafst werden.

1) Man vgl. hierzu L. Auerbach, Zeitschr. f. rat. Med. 1862, 3. Reihe Bd. 14 S. 215 u. a. Rösner, Archiv f. d. ges. Physiol. 1900, Bd. 81 S. 123.

Über einige Eigenschaften der Gefäſsmuskulatur mit besonderer Berücksichtigung der Adrenalinwirkung.

(Gekrönte Preisarbeit.)

Von

Dr. med. **Oskar B. Meyer.**

(Aus dem Physiologischen Institut der Universität Würzburg.)

Übersicht des Inhalts:

Im Kurventext gebrauchte Abkürzungen: *p. m.* = post mortem (Tötung des Tieres). *Z* = Zwillingspräparat (Parallelpräparat; vgl. Text S. 355). *Sp* = Spannung. *Ö* = Öffnungsschlag bei 0 mm Rollenabstand. *A* = Adrenalin. — Über die Zeitmafse (Zeitschreibung) der Kurven s. Fig. 5, S. 358, und Anmerkung daselbst.

Einleitung.

Angeregt durch die von der medizinischen Fakultät Würzburg für das Jahr 1904/05 gestellte Preisaufgabe, habe ich mich in letzterer Zeit mit Untersuchungen an glatten Muskelpräparaten, vorwiegend der Gefäfsmuskulatur und speziell der Adrenalinwirkung befafst. Durch eine von Herrn Professor v. Frey mir vorgeschlagene Methode konnte man hoffen, dem vielbearbeiteten Gebiete der Adrenalinfrage einige neue Seiten abzugewinnen. Auf die ausgedehnte Literatur über die Nebennieren und das Adrenalin einzugehen, darf ich mir wohl versagen, weil hierüber eine Anzahl umfassender Arbeiten erschienen sind.[1])

Nach einer Reihe von Vorversuchen gestaltete sich die in der grofsen Mehrzahl der Versuche geübte Methode folgendermafsen.

Als Präparate dienten aus Rindersubklavien bzw. -Karotiden ausgeschnittene Ringe. Bei der Nähe des Schlachthauses konnten die Gefäfse, wenn nötig, lebenswarm zur Untersuchung gebracht werden. Die Ringe wurden aufgeschnitten und der also entstandene Gefäfsstreifen an beiden Enden ligiert. Das eine Ende wurde an einem Platinhaken befestigt. Dieser durchbohrte einen Kautschukpfropfen, der den Boden des gläsernen Versuchszylinders bildete. Das obere Ende des Präparates wurde durch einen Faden mit einem zweiarmigen Hebel verbunden.

---

1) Ich nenne: Goldschmitt, Materialien zu einer Monographie über Nebennieren, Inaug.-Diss., Halle 1904; Boruttau in Nagels Handbuch der Physiol. des Menschen, Bd. 2, 1. Hälfte, S. 18—86; Möller, Kritisch-experimentelle Beiträge zur Wirkung des Nebennierenextraktes (Adrenalin), Therapeut. Monatshefte 1905, 11 u. 12; 1906, 1 u. 2.

Wo nicht anders bemerkt, schrieb dieser mit sechsfacher Vergröfserung. Der Abstand zwischen den beiden Ligaturen betrug fast immer 8,5 mm, die Breite des Gefäfsstreifens 8 mm. Die Gefäfsstreifen wogen durchschnittlich 0,24 g.

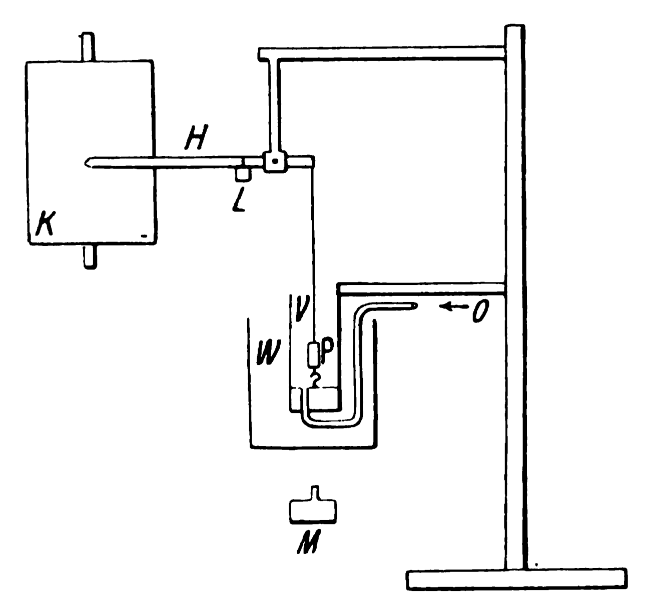


Fig. 1. Schema der Versuchsanordnung.
K = Kymographion, *H* = Zweiarmiger Hebel, *L* = Laufgewicht, *W* = Wasserbad, *V* = Versuchszylinder, *P* = Präparat, *O* = Sauerstoffzuleitung, *M* = Mignonbrenner.

In den Versuchszylinder wurden 15—20 ccm Ringerlösung gegeben, welche bei der Mehrzahl der Versuche auf Körpertemperatur vorgewärmt war. Für die Gleichmäfsigkeit der Temperatur bzw. die Durchmischung chemischer Reizflüssigkeiten sorgte ein Rührer in Form eines auf und ab zu bewegenden Glasringes. Durch ein den Boden durchbohrendes Glasröhrchen konnte Sauerstoff aus einem Gasometer zugeführt werden. Ein untergeschobenes Wasserbad erhielt die Temperatur auf Konstanz.

Für Reizungsversuche ist es, wie die Vorversuche ergaben, wichtig, die Dauerkontraktion der frisch dem Tier entnommenen Gefäfse zu beseitigen. Nach Mac William rührt diese von mehreren Ursachen, dem mechanischen Reiz bei der Entnahme,

der Einwirkung des Luftsauerstoffs und der Abkühlung her, was, wie vorläufig erwähnt sei, durch meine Versuche Bestätigung fand.

Zur Beseitigung der Dauerkontraktion oder des »Tonus« wurde eine besondere Methode eingeführt, nämlich eine »Dehnung« des Präparates durch hohe Belastung mit 86,5 g während 15 Minuten vor Ingangsetzung des Versuches. Das Präparat befindet sich bereits während dieser Zeit in körperwarmer Ringerlösung. Durch die Belastung und die Wärme liefs sich die störende Dauerkontraktion schnell beseitigen. Die Länge des Streifens (zwischen den Ligaturen) vermehrte sich bis zu 22—23 mm. Die Retraktion nach Änderung der Spannung auf eine niedrigere, z. B. der viel angewendeten von 6,2 und 8,0 g, war nicht beträchtlich, sie betrug bis zu 1 mm. War die Spannung nach der Dehnung selbst ziemlich hoch, 51,4 g, so war die Retraktion = 0, d. h. der Hebel schrieb nach der Spannungsänderung merklich horizontal. Auf die Begründung der Vorteile der Dehnung werde ich im Zusammenhang mit der Erwähnung der Totenstarre und des Tonus der glatten Muskulatur kurz einzugehen haben.

Die meisten Experimente wurden als Parallelversuche gemacht, d. h. es wurde unmittelbar neben dem einen Ring ein zweiter von gleicher Gröfse entnommen, und unter genau gleichen Bedingungen präpariert. Das zweite Versuchsgläschen befand sich im nämlichen Wasserbad mit dem ersten, der zweite Schreibhebel schrieb an derselben Trommel. Mit diesem Zwillingspräparat konnte einerseits eine grofse Reihe paralleler Kontrollversuche, anderseits eine Reihe vergleichender Versuche angestellt werden.

Physikalische Eigenschaften des Streifens.

Für die Prüfung derselben, sowie auch für die Reizungen erwies es sich als sehr günstig, dafs die Gefäfsstreifen nicht wie andere glatte Muskelpräparate, z. B. Froschmagen (Schulz), Samenleiter (Nagel) etc. automatische Kontraktionen zeigen.

Der Streifen stellt sich hinsichtlich seiner Länge sehr langsam auf die gegebene Spannung ein, bei höherer Spannung wesentlich rascher — bei 85,4 g Spannung in durchschnittlich

32 Minuten — als bei niederer, wo die endgültige Einstellung des Hebels mehrere Stunden erfordert.

Die zyklische Deformation gibt dementsprechend einen grofsen Arbeitsverlust im Gefäfsstreifen, verglichen mit dem Verhalten des Skelettmuskels unter gleichen Bedingungen.

Die beiden Kurven in Fig. 2 und 3 verdanke ich der Güte des Herrn Privatdozenten Dr. G. Sommer, dem ich auch an dieser

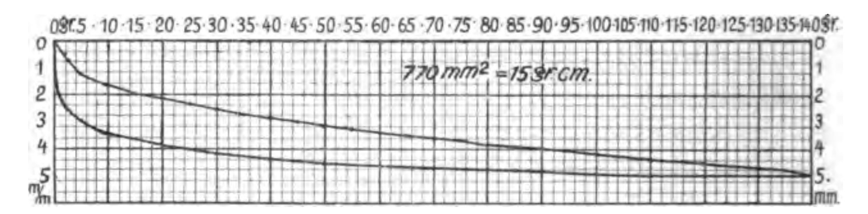


Fig. 2. Zyklische Deformationskurve eines Subclaviapräparates.

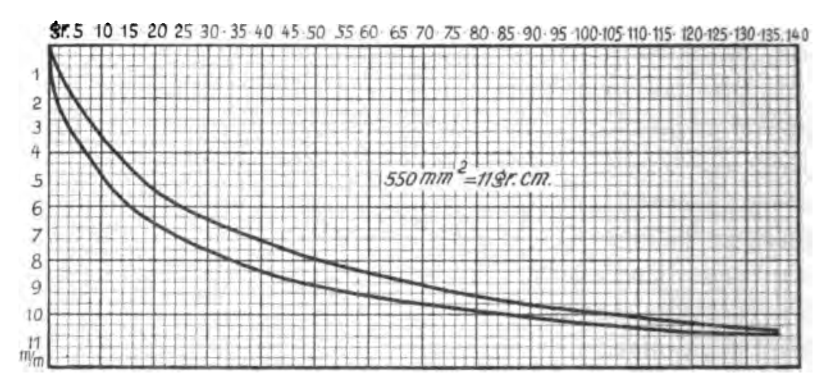


Fig. 3. Zyklische Deformationskurve. Semimembranosus-Semitendinosus vom Frosch. (Fickaches Doppelmuskelpräparat.)

Stelle bestens danke. Die »verwüstete« Arbeit beträgt bei dem glatten Muskelpräparat (Fig. 2) 15 g/cm, bei dem quergestreiften 11 g/cm (Fig. 3), welche Differenz noch erheblich gröfser erscheint, wenn man die Längen und die Massen der Präparate vergleicht. Die Länge des quergestreiften Doppelmuskels betrug 7,7 cm, die des Subclaviastreifens 0,85 cm, das Gewicht der Froschmuskelsubstanz 3,45 g, das Gewicht des Subclaviastreifens 0,225 g.

Einflufs der Temperatur auf die Länge des Streifens.

Bei geringer Spannung, 3,5 g, zieht sich der (vorher nicht gedehnte) Streifen in Ringerlösung von niederer Temperatur langsam zusammen, in körperwarmer Ringerlösung dehnt er sich langsam aus, und zwar zunächst annähernd proportional der Zeit; z. B. bei + 7 bis + 2° verkürzte er sich pro Stunde um 0,25 mm.

Eigentümlich, sozusagen paradox, ist das Verhalten des Streifens bei allmählicher Anwärmung, beginnend bei einer Temperatur von ca. 10° bis zur Körperwärme (Kurve in Fig. 4). Bis zu einer bei 30° liegenden Temperatur zeigt der Streifen ganz regelmäfsig eine Verkürzung, von da ab eine erst raschere, dann allmähliche Verlängerung. Dieser Vorgang findet sich sowohl bei ziemlich niederer Spannung, wie 8 g, als auch ohne wesentliche Verschiedenheit bei hoher, wie 50 g. Am frischtoten Streifen (Tötung durch Brunnenwasser s. S. 384) wird die Erhebung in der Kurve nicht beobachtet, innerhalb der obigen Temperaturgrenzen verändert sich die Länge des toten Streifens überhaupt nicht merklich.

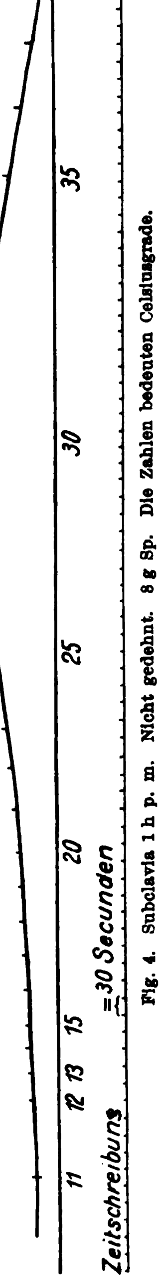


Fig. 4. Subclavia 1 h p. m. Nicht gedehnt. 8 g Sp. Die Zahlen bedeuten Celsiusgrade.

Physiologisches Verhalten.

Reizung durch plötzliche Erwärmung.

Durch raschen Temperaturwechsel von Kalt zu Warm kann ein deutlicher Wärmereiz gesetzt werden. Wird nämlich die im Versuchszylinder befindliche kühle Ringerlösung entleert und sofort erwärmte zugegossen, so tritt nicht unmittelbar die zu erwartende Verlängerung, sondern zunächst eine Verkürzung ein (Fig. 5), die als Reiz aufgefafst werden mufs, weil bei der Abkühlung des Streifens kein entsprechender Vorgang — vorübergehende Verlängerung des

Streifens — zu beobachten ist. Vielmehr ergibt sich bei raschem Temperaturwechsel von Warm zu Kalt gleichfalls eine Zusammenziehung des Präparates, von der es aber noch nicht sicher bewiesen ist, ob sie einen physiologischen (Kältereiz) oder physikalischen Vorgang darstellt.

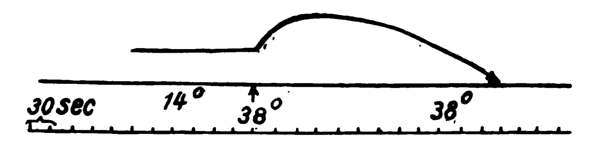


Fig. 5. Subclavia 1 h p. m. 50 g Sp. Vorherige Dehnung mit 85 g bei 14°. Wärmereiz.[1])

Elektrische Reizung.

Zur Reizung dienten ausschliefslich Öffnungsschläge eines Induktoriums, in dessen primären Kreis je nach Bedarf ein oder mehrere Akkumulatoren aufgenommen waren. Die Ringerlösung wurde kurz vor der Reizung entfernt, nachher, um Austrocknung zu verhindern, alsbald wieder zugegeben. Versuche, durch die Flüssigkeit hindurch zu reizen, ergaben keine befriedigenden Resultate. Zunächst sind sehr starke primäre Ströme nötig und selbst dann ist der Reizeffekt, auch bei engem Lumen (10 mm) des Glaszylinders, gering. Bei entleerter Flüssigkeit ist der Reizeffekt auf Kontrollpräparate sehr gleichartig (Fig. 6), offenbar, weil die nicht zu vermeidende Ungleichheit in der Anlegung der Elektroden an das Präparat im letzteren Falle ohne Belang ist.

Bei niederer Spannung, z. B. 5,5 g, verläuft die Zuckung nicht unwesentlich verschieden von der bei hoher Spannung. Der absteigende Ast der Kurve ist dann auf Stunden ausgedehnt. Fig. 7).

Eine sozusagen normale, vollständige Zuckungskurve eines frischen Präparates bei hoher Spannung zeigt Fig. 8. Aus-

1) Die Trommel dreht sich, wenn nicht ausdrücklich anders angegeben, mit gleicher Geschwindigkeit bei allen Versuchen. Es gilt also für die folgenden Kurven die nämliche Zeitschreibung wie in Fig. 5.

nahmsweise kommt auch bei hoher Spannung am frischen Präparat ein gedehnterer Kurvenverlauf zur Beobachtung. Bei

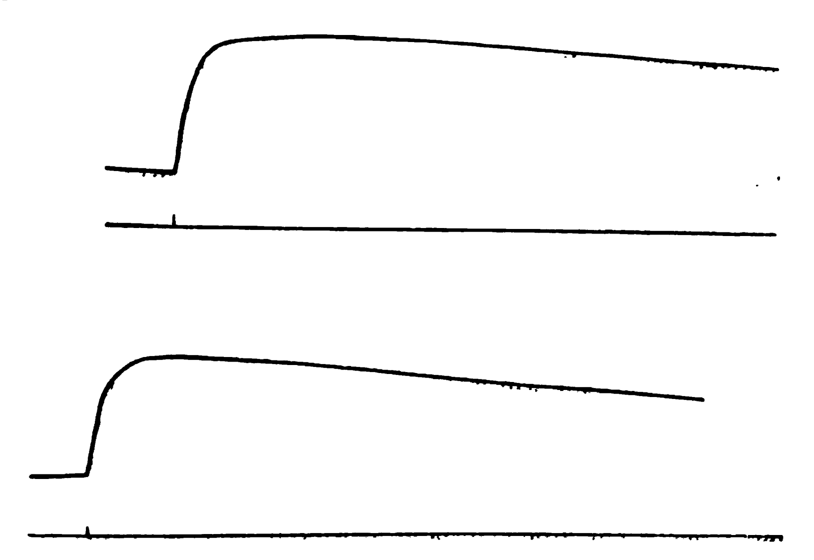


Fig. 6. Subclavia. Zwillingspräparate $2^1/_2$ h p. m. 51,4 g Sp. Öffnungsschlag 0 mm R.-A.

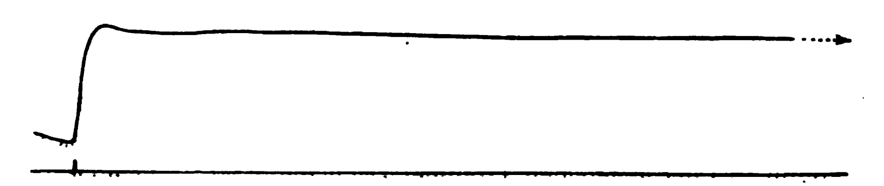


Fig. 7. Subclavia $5^1/_2$ h p. m. 5,5 g Sp. Öffnungsschlag 0 mm R.-A.

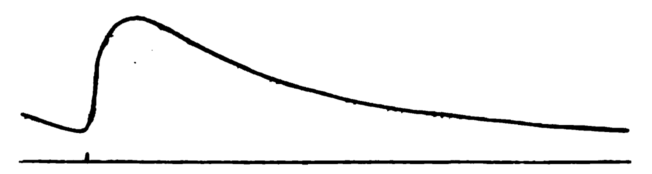


Fig. 8. Subclavia 8 h p. m. 51,4 g Sp. Öffnungsschlag 0 mm R.-A. 1 Minute = 2 mm. Zuckungsdauer 40 Min.

älteren, absterbenden Präparaten ist der Verlauf bei jeder Belastung ein gedehnter.

Es ist schon aus den Versuchen von Schulz bekannt, und ich habe mich in eigenen Versuchen überzeugt, dafs eine der-

artige Abhängigkeit der Zuckungsdauer von der Spannung beim Froschmagenstreifen nicht ausgesprochen ist.

Die Spannung von ca. 50 g dürfte annähernd äquivalent derjenigen sein, mit welcher das Gefäfsstückchen im lebenden Tier beansprucht wird. Denkt man sich den Arterienring von 8 mm Breite, 5 mm lichter Weite und 1 mm Wandstärke halbiert von einem durch die Achse gelegten Schnitt, so wirkt ein Blutdruck von 200 mm Hg oder 2,72 g/mm² auf jede Hälfte mit einer Kraft von 40 mm² $\times$ 2,72 g/mm² = 108,8 g. Auf jede der beiden Schnittflächen entfallen somit 54,4 g Spannung.

Reizschwelle.

Die Reizschwelle wurde für einen einmaligen Öffnungsschlag (1 Tauchelement, Schlitteninduktorium) bei 5—7 cm, bei einem besonders empfindlichen Präparat bei 9 cm Rollenabstand gefunden. Mehrmalige rasch hintereinander folgende Öffnungsschläge bei 9 cm Rollenabstand bewirken eine sehr deutliche Summation. Um maximale Erfolge zu erzielen, müssen sehr viel stärkere Ströme benutzt werden.

Latenzzeit.

In Fig. 9 ist die Marke für den Öffnungsschlag durch einen Froschsartorius aufgezeichnet. Die Latenzzeit des Froschmuskels konnte bei der gegebenen Trommelgeschwindigkeit vernachlässigt werden.

Die Latenzzeit wurde in sieben Versuchen 30—80 mal gröfser gefunden als beim Skelettmuskel. Diese Verschiedenheit der Latenzzeiten unter sich rührt daher, dafs auf genaue Gleichheit der Temperatur, welche ja die Latenzzeit erheblich beeinflufst, nicht geachtet wurde. Die Temperaturdifferenzen betrugen bis zu 3°. Es kam mir hier nur auf ungefähre Werte zum Vergleich mit der Skelettmuskulatur an.

Einflufs der Temperatur auf die Form der Zuckungskurve.

Derselbe ist leicht aus den abgebildeten Kurven (Fig. 10) zu lesen. Zwischen den einzelnen Reizungen wurde das Präparat wieder bis zur Ausgangslänge der ersten Reizung gedehnt und

gleichzeitig die Einstellung auf Temperaturkonstanz abgewartet. Die jeweilige Pause zwischen den Versuchen betrug 15 Minuten.

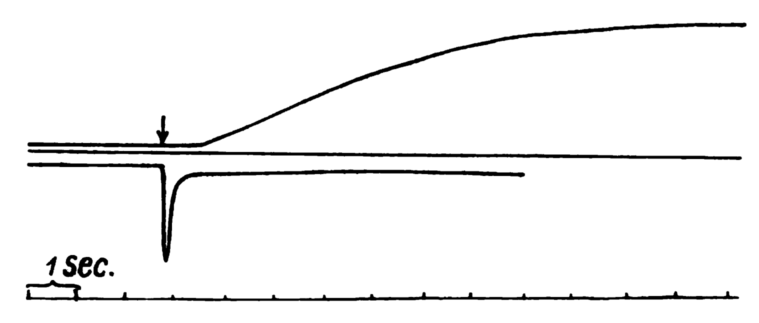


Fig. 9. Obere Kurve: Subcl. 3 h p. m. 40 g Sp. Öffnungsschlag 0 mm R.-A. Untere Kurve: Froschsartoriuszuckung als Marke für den Öffnungsschlag. 36 fache Hebelvergrößerung. Latenzzeit = 0,39 Sek.

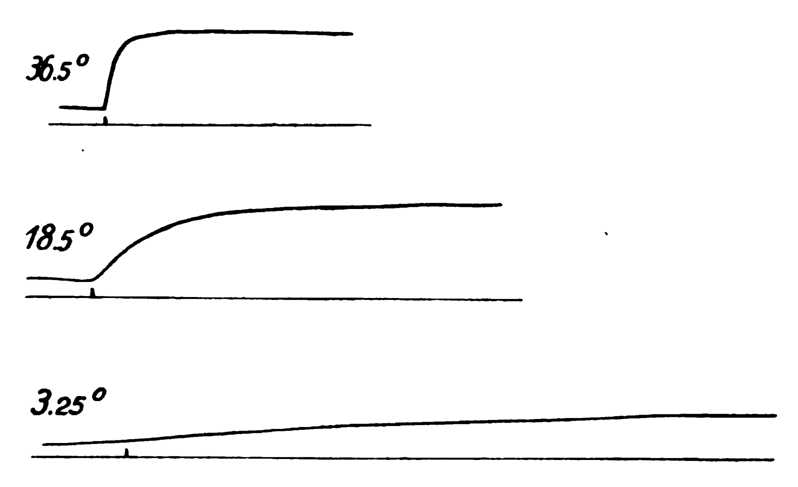


Fig. 10. Subcl 13 h p. m. 3 Öffnungsschläge an demselben Präparat bei verschiedener Temperatur.

Einfluſs des Alters des Präparates.

Bewahrt man Gefäſsstückchen in Ringerlösung und niederer Temperatur (Eisschrank, unmittelbar neben den Eisblöcken : 2—3°) und reizt man dann ausgeschnittene, nach obigen Angaben (Körperwärme, Dehnung) behandelte Gefäſsstreifen, so zeigt sich, daſs diese bis zu 13 Tagen reizbar bleiben. Innerhalb der ersten 6 Tage ist im allgemeinen die Zuckungshöhe nicht wesentlich vermindert, von da an nimmt sie ab und ist am 13. Tage auch

für starke Ströme nur noch minimal. Bei einem Präparat jedoch war sie selbst am 10. Tage noch nicht sehr vermindert. Gerade bei den Konservierungsversuchen zeigt sich eine beträchtliche Verschiedenheit in der Erhaltung der Erregbarkeit der einzelnen Präparate, was vielleicht mit dem Alter der Tiere oder anderen unbekannten Umständen zusammenhängt.

Bezüglich der Aufbewahrung ist noch hinzuzufügen, dafs die Ringerlösung mit den Präparaten täglich kräftig durchgeschüttelt wurde. Der Glasstopfen wurde zwischen dem Umschütteln geöffnet, um den Sauerstoff zu erneuern.

Ein Gefäfsstreifen, dauernd bei Körpertemperatur gehalten, stirbt natürlich sehr viel rascher ab. Immerhin lassen sich während der ersten 4 Stunden 3—4 der langdauernden elektrischen Zuckungskurven wie in Fig. 8 von den gleichen Streifen aufschreiben, ohne dafs die Höhe und der Verlauf der Kurven wesentliche Verschiedenheiten aufweisen. Die elektrische Erregbarkeit bleibt, wenn auch mit beträchtlicher Verminderung des Reizeffektes, durchschnittlich bis 12 Stunden erhalten.

Chemische Einwirkungen.

Unter ihnen interessierte vor allem, entsprechend der Fragestellung, die Wirkung des Adrenalins, jener als wirksames Prinzip der Nebennieren im Jahre 1901 von Takamine isolierten Substanz. Nach den Untersuchungen von v. Fürth und Pauly u. a. ist die Konstitution nahezu völlig klargelegt. Faust (»Die tierischen Gifte«, Braunschweig 1906) hält mit Beziehung auf die Untersuchungen von Takamine, v. Fürth, Pauly die folgende für die wahrscheinlichste:

$$\begin{matrix} HO \\ HO \end{matrix} \bigcirc\, CHOH \cdot CH_2 \cdot NH \cdot CH_3$$

Wenn es mit der angegebenen Methode gelingen sollte, die vorauszusetzende Kontraktion der Gefäfsstreifen zu beobachten, wie es sich auch als möglich erwies, so waren auf diese Weise nicht zu unterschätzende Vorteile gegeben, vor allem: unmittelbare Beobachtung der Vorgänge und genau bekannte Konzen-

tration, Vorteile die bei den Untersuchungen am lebenden Tiere nicht erreicht werden können. Die Befürchtung, dafs die Präparate aufserhalb des Tieres bald absterben würden, ist nach

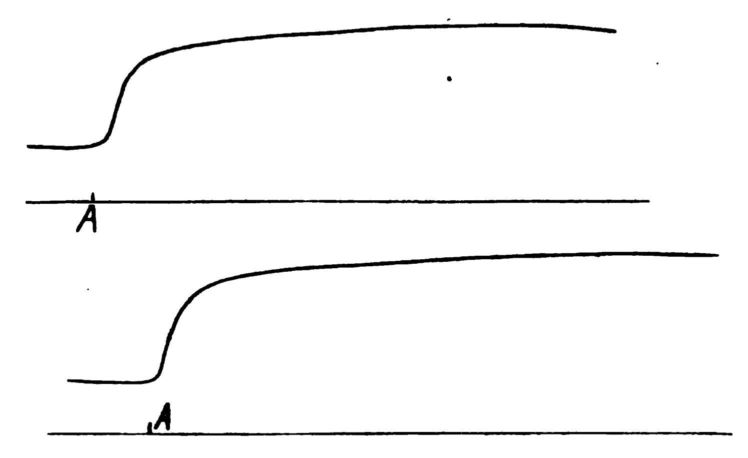


Fig. 11. Carotis 24 h p. m. 6,2 g Sp. Z. A = Adrenalin 1 : 50 000.

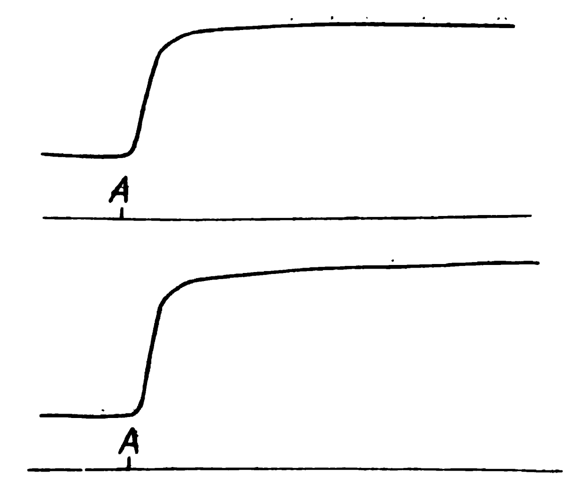


Fig. 12. Subcl. 8 h p. m. 6,2 g Sp. A = Adrenalin 1 : 50000. Z.

den elektrischen Reizversuchen, sowie nach den noch zu erwähnenden chemischen nicht berechtigt, da erstere ja eine unerwartete Überlebensfähigkeit des Präparates ergaben.

Die Figuren 11 und 12 zeigen eine Adrenalinreizung bei niederer Spannung, wobei die Reizlösung im Gläschen belassen

wird. Die untere Kurve ist jeweils durch das Parallelpräparat geschrieben. Der Anstieg der Kurve beginnt innerhalb weniger Sekunden nach der Zugabe des Adrenalins und dem Rühren. Eine genaue Bestimmung der Latenzzeit läfst sich natürlich nicht geben. Die Reizung der Parallelpräparate hat hinsichtlich der Gleichheit des Reizeffektes einen sehr befriedigenden Erfolg.

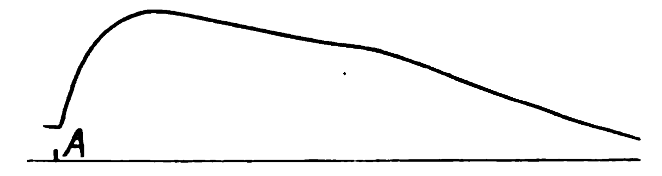


Fig. 13. Subcl. 2 h p. m. 51,4 g Sp. A = Adrenalin 10^{-6}. 1 Minute = 2 mm.

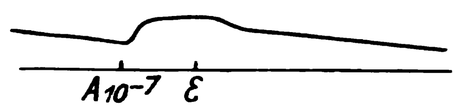


Fig. 14. Subcl. $1^1/_2$ h p. m. 40 g Sp. A = Adrenalin 10^{-7}. E = Entleerung der Adrenalinringerlösung und Zugabe frischer vorgewärmter Ringerlösung.

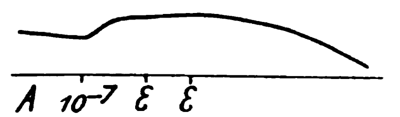


Fig. 15. Subcl. $1^1/_2$ h p. m. Dieselben Versuchsbedingungen wie in Fig. 14.

Die Kurve bleibt bei dieser Versuchsanordnung für Stunden auf ihrer Höhe. Auch bei Durchspülung frischer Ringerlösung durch den Versuchszylinder bleibt die Kontraktion sehr lange bestehen, worauf ich bei den Auswaschversuchen zurückkomme.

Die Kontraktionsdauer zeigt sich abhängig von der Spannung. Sie ist bei hoher Spannung viel kürzer, vorausgesetzt, dafs die Reizlösung abgelassen und durch adrenalinfreie Ringerlösung, eventuell in mehrfacher Wiederholung, ersetzt wird. (Fig. 13.)

Speziell bei niederen Adrenalinkonzentrationen kehrt die Kurve rasch wieder zur Abszisse zurück. Man kann also mit dieser Anordnung den Vorgang im lebenden Tier, wo der Blutdruck bekanntlich schnell wieder absinkt, nachahmen. (Fig. 14, 15.)

Ein wesentlicher Unterschied zwischen elektrischer und Adrenalinreizung zeigt sich darin, dafs

I. bei niederer Temperatur das Präparat durch Adrenalin nicht erregt wird. S. Fig. 16. Der wirksame Temperaturbereich für Adrenalinreizung beginnt bei etwa 25⁰.

II. Der Anstieg der Adrenalinkurve dauert im allgemeinen länger.

III. Das aufbewahrte Präparat verliert die Empfindlichkeit für Adrenalin früher als die für elektrische Reizung. Sie ist für

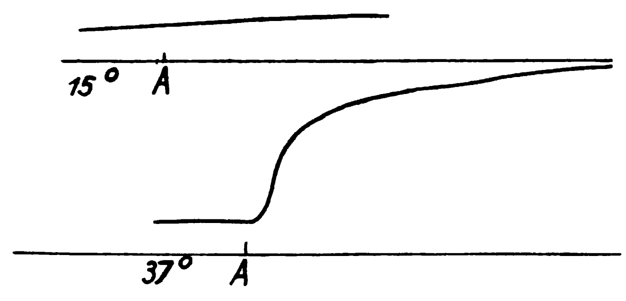


Fig. 16. Subcl. 10 h p. m. Zwillings- (Parallel-) Präparate. 6,2 g Sp. A = Adrenalin (0,3 mg) = 1 : 50 000. Oberes Präparat in Ringerlösung von 15⁰, unteres in Ringerlösung von 37⁰.

ersteres unter Umständen erloschen, für letztere am gleichen Präparate noch recht deutlich. S. Kurven in Fig. 17a und vergleiche S. 388 und Fig. 50.

Das dauernd in Wärme gehaltene Präparat läfst sich analog dem für elektrische Reizungen S. 362 angegebenen Verhalten mehrmals nacheinander durch Adrenalin reizen. Werden hohe Adrenalinkonzentrationen angewendet, so ist eine Entfernung bzw. Auswaschung der Reizlösung nötig, um mehrere Reize an demselben Präparat setzen zu können (vgl. S. 369, 370). Wiederum erlischt hierbei die Erregbarkeit für Adrenalin früher als für elektrische Reize.

Wirksame Konzentrationen des Adrenalins.

Die Schwellenkonzentration für Adrenalin wurde mit dieser Methode bei einer Verdünnung von 10^{-9} oder von 0,000015 mg auf 15 ccm Ringerlösung bzw. 0,00006 mg auf 1 g Gefäfs gefunden.

Bei einer so wirksamen Substanz schienen zur Schwellenwertbestimmung besondere Mafsregeln und Kontrollvorrichtungen geboten. Für die Stammlösung und für jede weitere Verdünnung wurden eigene Pipetten und sorgfältig gereinigte Reagenz-

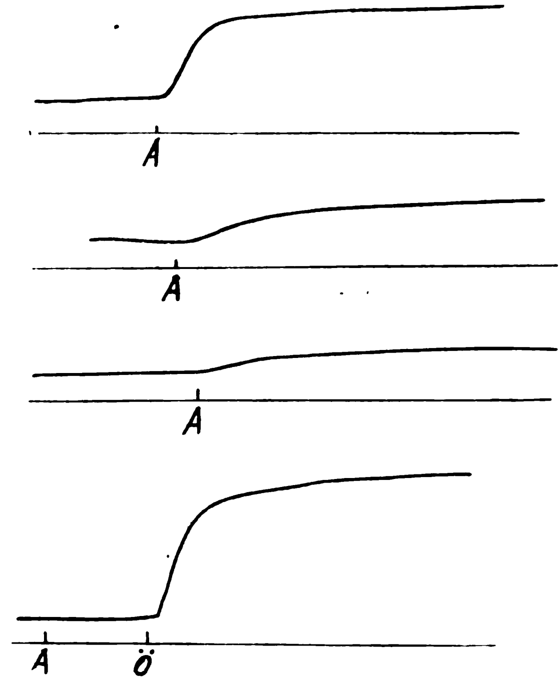


Fig. 17a. Kontraktionen von 4 Streifen aus einer Carotis, am 3., 6., 7. und 10. Tage p. m. A = Adrenalin (0,3 mg) 1 : 50 000. Ö = Öffnungsschlag.

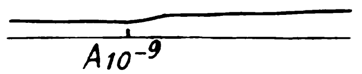


Fig. 17 b. Subcl. $1^1/_4$ h p. m. 6,2 g Sp. A = Adrenalin 0,000015 mg auf 15 ccm Ringerlösung = 1 : 1000 Millionen.

gläser verwendet. Die zu der Ringerlösung im Versuchsgläschen hinzuzugebende Adrenalinringerlösung von 2 ccm wurde auf Körpertemperatur vorgewärmt; entsprechende Kontrollversuche durch Zugabe von 2 ccm reiner Ringerlösung und Bewegung der Rührer wurden gemacht.

Nicht alle Präparate sind für Adrenalinkonzentrationen unter 1 : 100 Millionen empfindlich, aber doch ein grofser Teil. Mit

steigender Konzentration wächst die Verkürzungsgröfse (Fig. 18). Als Konzentration mit maximalem Reizerfolg ist Adrenalin in der Verdünnung 1 : 50000 zu betrachten. Bei einzelnen Präparaten war sie 1 : 100000.

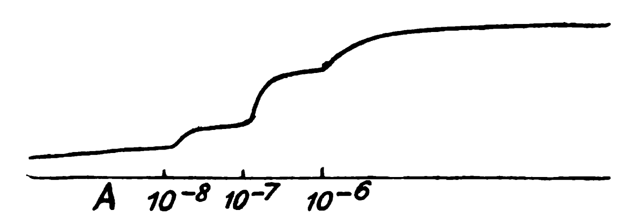


Fig. 18. Subcl. 2½ h p. m. 6,2 g Sp. Adrenalin in steigenden Konzentrationen.

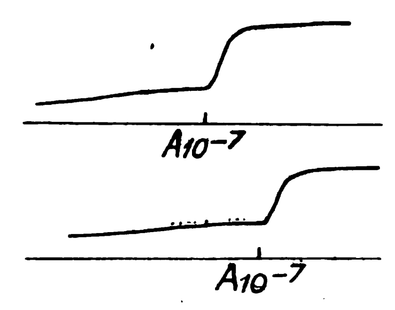


Fig. 19. Subcl. 27 h p. m. 6,2 g Sp. Adrenalin 10^{-7}. Z.

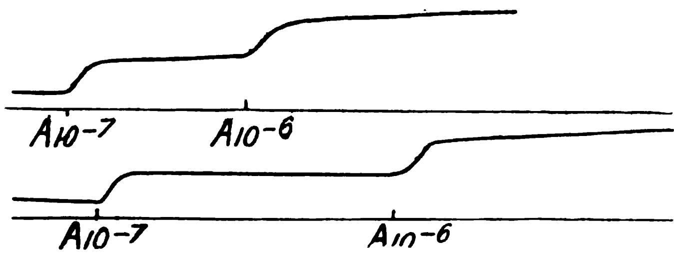


Fig. 20. Subcl. 6 h p. m. 6,2 g Sp. A = Adrenalin. Z.

Betont sei die Gleichheit der Resultate, die die Methode zu gewissen quantitativen und vergleichenden Untersuchungen geeignet macht. Zu solchen wurden stets Zwillingspräparate verwendet. Kurven von maximaler Adrenalinreizung an Zwillingspräparaten sind S. 363 abgebildet. Die Fig. 19–21 sind Reproduktionen von Reizungen mit niederen Konzentrationen.

Bei derartigen Versuchen, von denen eine gröſsere Reihe mit demselben Resultat bezüglich der Kontraktionshöhen ausgeführt wurde, ist natürlich die nötige Vertrautheit mit der Methode und möglichst gleichartige Präparation der beiden Streifen Voraussetzung. — Von Methoden, die eine physiologische Wertbestimmung gestatten und zu systematisch quantitativen Untersuchungen verwendet sind, fand ich, genau genommen, trotz der umfänglichen Literatur, nur[1]) die der Läwenschen Versuche, auf die ich zum Vergleich hinweisen möchte.

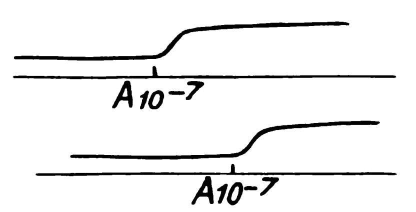


Fig. 21. Subcl. 2 h p. m. 6,2 g Sp. A = Adrenalin 1 : 10^7. Z.

Läwen fand sein Präparat — es handelte sich um Durchströmungsversuche durch einen Teil des Gefäſsgebietes überlebender Frösche — noch deutlich für eine Adrenalindosis von 0,0002 mg in der Verdünnung von 1 : 50 Millionen empfindlich.

Es ist wohl von Interesse, einige ebenfalls in sehr geringen Mengen wirkende Stoffe zum Vergleich heranzuziehen: Das Kupfer in destilliertem Wasser wirkt nach Nägeli in Verdünnung von 1 : 77 Millionen tötlich auf Spirogyren. Nach Pfeffer werden gewisse Anilinfarben noch nachweisbar in der Verdünnung von 1 : 100 Millionen von Pflanzenzellen aufgenommen.

Die Auswaschbarkeit des Adrenalins

läſst sich mit der angewendeten Methode gleichfalls nachweisen. In Fig. 22a wird bei dem oberen Präparat nach der Reizung mit Adrenalin die Reizlösung entfernt und andauernd frische Ringerlösung, im ganzen 1300 ccm, durch den Versuchszylinder gespült.

1) Vorliegende Arbeit wurde im wesentlichen vom August 1904 bis Februar 1905 ausgeführt. In einer späteren Arbeit hat Ehrmann (Archiv f. exp. Pathol. u. Pharmak. Bd. 53 S. 1 u. 2) gleichfalls eine physiologische Wertbestimmung angestrebt. Er benutzt die erweiternde Wirkung des Adrenalins auf die Pupille.

Die Kurve sinkt deutlich, wenn auch gering (niedere Spannung) wieder zur Abszisse ab, während das Kontrollpräparat nach der Kontraktion eine zur Abszisse annähernd parallele Linie schreibt. Das obere Präparat ist dann im Gegensatz zum

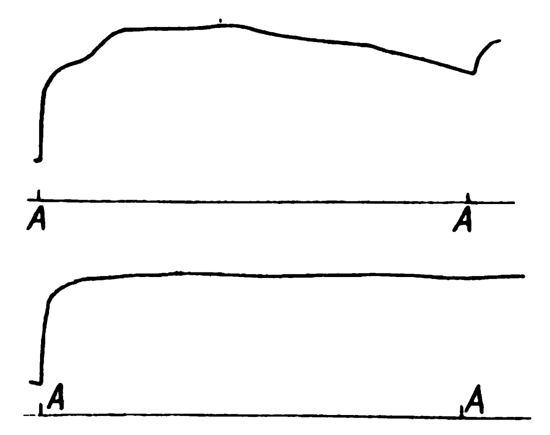


Fig. 22a. Subcl. 10 h p. m. Z. 6,2 g Sp. *A* = Adrenalin (0,3 mg =) 1 : 50000. Beim Präparat der oberen Kurve Durchspülung von 1300 ccm Ringerlösung durch den Versuchszylinder.[1]) 1 Minute = 1 mm.

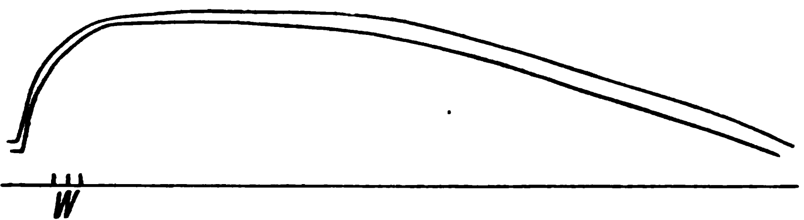


Fig. 22b. Subcl. $1\frac{1}{2}$ h p. m. 51,4 g Sp. Zwei einander unmittelbar folgende Reizungen des gleichen Streifens mit Adrenalin 10^{-5}. W = dreimaliger Wechsel der Ringerlösung. 1 Minute = 2 mm.

Kontrollpräparat wieder durch Adrenalin reizbar. Diese zweite Kontraktion ist gering, weil der Streifen noch stark verkürzt war. Würde das Präparat auf die Ausgangslänge zurückgekehrt sein, so wäre die zweite Kontraktion mit der ersten nahezu identisch, wie andere Versuche bei hoher Spannung, vgl. Kurve in Fig. 22b, zeigten. Bei letzteren erwies sich ein

---

1) Die kleine Erhebung in der oberen Kurve nach der Adrenalinkontraktion ist durch einen anfänglichen, nicht vermeidbaren Temperaturunterschied der Durchspülungsflüssigkeit bedingt.

3—5 maliger Wechsel der Ringerlösung (jedesmal 30 ccm in Pausen von 2—3 Minuten) genügend, um die Kurve zu relativ baldigem Absinken zu bringen. Für die Auswaschung des Adrenalins ist auf solche Weise ein Beweis gegeben, da ja bei Belassung der Reizlösung im Gläschen die Kurve auch bei hoher Spannung lange Zeit, $2^1/_2$—3 Stunden, braucht, um zur Abszisse zurückzukehren. Immerhin läſst sich einwenden, daſs das Abklingen der Adrenalinwirkung bei diesen wenigstens 45 bis 50 Minuten dauernden Versuchen zum Teil auf einer Zerstörung des Adrenalins (s. u.) beruht.

Dieselbe Frage habe ich daher noch in einer anderen Weise zu beantworten gesucht. Ein Gefäſsstreifen wurde für 8 Minuten in erwärmter Ringerlösung mit Adrenalin 1 : 10000 gebracht, dann herausgenommen, mit Watte abgetrocknet und Ringerlösung abgespült, sodann zwischen Filtrierpapierlagen abgetrocknet. Hierauf wurde er in 20 ccm Ringerlösung getaucht und in dieser 5 Minuten unter mehrfachem Umschütteln belassen. Die letztere Lösung, einem zweiten Präparate zugegeben, bewirkt eine typische Adrenalinreizung. Fig. 23.

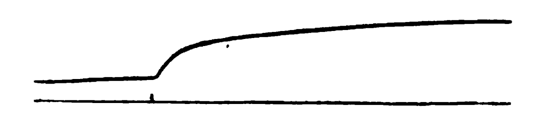


Fig. 23. Subcl. 3 h p. m. 14,2 g Sp. Reizung mit »ausgewaschenem« Adrenalin.

Die Adrenalinmenge, die auf diese Weise in die Lösung übergeht, muſs gering sein, da die Kontraktionshöhe nicht bedeutend ist (etwa entsprechend einer Reizung mit Adrenalin 1 : 20 Mill.). Man muſs sich fragen, ob wenig Adrenalin gebunden oder nur wenig auswaschbar ist. Es sind beide Alternativen möglich. Der folgende Versuch beweist aber, daſs es sich um die Aufnahme geringer Mengen von Adrenalin handelt. Wenn man mit einer Reizlösung zwei Zwillingspräparate hintereinander reizt, so fällt die Kontraktion bei dem zweiten nur wenig geringer aus, so daſs von der ohnehin sehr geringen Menge von Adrenalin,

die zur Reizung verwendet wurde, nicht viel gebunden worden sein kann. Fig. 24, 25.

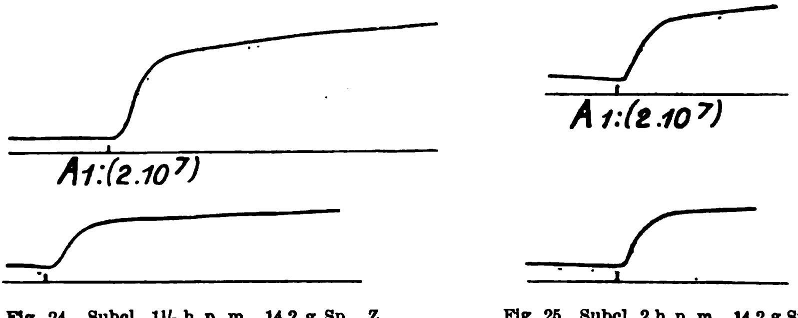


Fig. 24. Subcl. $1\frac{1}{2}$ h p. m. 14,2 g Sp. Z. Reizung erst des oberen, dann des unteren Präparates mit einer Adrenalinlösung.

Fig. 25. Subcl. 2 h p. m. 14,2 g Sp Z. Reizung wie in Fig. 24.

Blutdruckerniedrigende Substanz.

Abel (zitiert nach Goldschmitt) und Gürber haben eine solche aus der Nebenniere gewonnen. Auch ich machte eine Beobachtung, die auf das Vorhandensein einer blutdruckerniedrigenden Substanz gedeutet werden kann. Ich habe anfangs eine Anzahl Versuche mit Suprarenaltabloids von Burroughs Wellcome, London, angestellt. Diese Tabletten enthalten die gesamte Nebennierensubstanz. Ein wässeriges Extrakt aus drei bis vier zerriebenen Tabletten auf 10 ccm Ringerlösung, bei Zimmertemperatur 1—3 Stunden extrahiert, wirkt, auf einen Froschmagenstreifen aufgeträufelt, im Sinne einer tonischen Dauererregung oder auch einer kürzeren Kontraktion (Fig. 26, 27), indes sonst das gekochte Tablettenextrakt, bzw. Adrenalin, auf die Darm- und Magenperistaltik inhibierend bzw. darmerschlaffend wirkt, wie aus der Literatur bekannt ist und nachher noch zu erwähnen sein wird. Von dieser ersten Beobachtung ausgehend, versuchte ich, ob diese umgekehrte, am Magen gefundene Wirkung auch am Gefäfs dem Adrenalin entgegengesetzt wirkt, was in der Tat der Fall ist.

Dafs eine nur schwach ausgesprochene Erschlaffung am Gefäfsstreifen bzw. Kontraktion am Darm eintritt, ist weiter nicht befremdlich, da ja beide Substanzen, die blutdruckerhöhende und

die blutdruckerniedrigende, in dem Extrakt vorhanden sind. Über die blutdruckerhöhende (darmlähmende) Wirkung des gekochten Extraktes s. S. 377.

Versuche mit dem nach Angaben Gürbers hergestellten blutdruckerniedrigenden Extrakt aus Nebennierensubstanz brachten



Fig. 26. Froschmagenstreifen. Das Aufhören der spontanen Kontraktionen ist abgewartet. Bei *T* Aufträufeln von Tablettenextrakt (s. Text). 1 Minute = 2 mm.

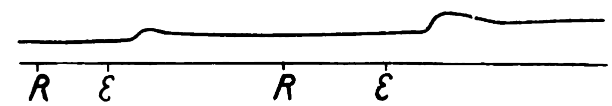


Fig. 27. Froschmagenstreifen. Vorherige Ausschaltung der spontanen Kontraktion durch Suprarenin 1 : 50000. *E* = Aufträufeln 1 ccm Tablettenextrakt. *R* = Aufträufeln von Ringerlösung zur Kontrolle.

an dem Gefäfsstreifen keine Erschlaffung oder Lähmung zuwege. Der in dem Extrakt befindliche Streifen bleibt für Adrenalinreizung gut empfindlich.[1]) In den Blutdruckkurven von L. Metzger kommt die blutdruckerniedrigende Wirkung des nach Gürbers Angaben gewonnenen Extraktes jedoch sehr deutlich zum Ausdruck (zentrale Wirkung?).

Zerstörung des Adrenalins.

In den Blutdruckversuchen am lebenden Tier geht bei intravenöser Einspritzung die Adrenalinwirkung sehr rasch vorüber und ist nach einer Viertelstunde abgeklungen. Bei subkutaner Injektion bleibt sie bis zu mehreren Stunden bestehen. Wie wird das Adrenalin zerstört?

Wenn diese Frage zumeist nur für den lebenden Organismus gestellt worden ist, so liefsen sich doch auch an überlebenden Präparaten (vgl. die Läwenschen Versuche an überlebenden Fröschen) Erfahrungen über den fraglichen Punkt sammeln.

---

1) In einem der diesbezüglichen Versuche mit ungekochtem Tablettenextrakt ($7^1/_2$ Tabletten auf 16 ccm Ringer, 4 h bei 15° extrahiert) wurde der Versuchszylinder erst mit diesem Extrakt beschickt. Eine dann versuchte Reizung mit Adrenalin 1 : 50000 blieb unbeantwortet.

Sicher ist die Gefäſswand imstande Adrenalin zu zerstören, wie ein sinnenfälliger Beweis dartut. 0,15—0,3 mg Adrenalin in 15 ccm Ringerlösung, also $1—2 \cdot 10^{-5}$, geben im Reagenzglase nach 3—5stündigem Stehen in Zimmertemperatur, rascher bei Körpertemperatur als Zeichen beginnender Zerstörung durch die Oxydation die bekannte, charakteristische Färbung des »Oxyadrenalin«. Zunächst entsteht eine schöne eosinähnliche Rosafärbung. Diese kann gewissermaſsen als Indikator benutzt werden. Denn eine solche Adrenalinringerlösung gibt in dem mit einem Präparat beschickten Versuchszylinder keinen Farbenumschlag. Das Fehlen der Farbenänderung kann nicht allein auf Speicherung des Adrenalins bezogen werden, weil die vorhandene Adrenalinmenge zu groſs ist. (Vgl. hierzu S. 370 und Fig. 23—25.) Es wird also mindestens ein groſser Teil des Adrenalins zerstört. Gibt man mehr Adrenalin, beispielsweise 1,5 mg in 15 ccm Ringer (10^{-4}), so tritt die Rosafärbung alsbald auf, d. h. diese Menge Adrenalin vermag das Präparat nicht mehr zu zerstören bzw. zu binden.

Ein Faktor für die Zerstörung des Adrenalins ist unzweifelhaft der Sauerstoff. Eine luftdicht verschlossene Lösung hält sich monatelang ohne Farbenänderung.

Die Auswaschbarkeit des Adrenalins ist, wie gezeigt, nachweisbar.

Die drei Faktoren, Zerstörung durch das Gewebe, durch den Sauerstoff und Ausspülung kommen im lebenden Organismus ebensogut in Betracht und werden auch für die Theorie von der Zerstörung des Adrenalins von den verschiedenen Autoren in Anspruch genommen. Nach Versuchen von Harry und Weiſs, ferner von Ehrmann würden sie aber nicht hinreichen, das Adrenalin so schnell zu zerstören. Harry und Weiſs verfuhren bei ihren Versuchen unter anderem so, daſs sie einer Katze Adrenalin injizierten, eine Blutdruckmessung vornahmen, und als die darin zum Ausdruck kommende Adrenalinwirkung abgeklungen war, von dem Blut des ersten Tieres einem zweiten injizierten. Hierbei zeigte sich eine deutliche verhältnismäſsig hohe Blutdrucksteigerung, welche die Verfasser als durch noch vorhandenes

Adrenalin bedingt auffassen. Sie vermuten, dafs eine »Ermüdung« oder »Gewöhnung« der Gefäfsmuskulatur an das Gift das rasche Abklingen der Adrenalinwirkung verursache. Gegen diese Vermutung spricht die an unserem Präparat gemachte Erfahrung, dafs die Adrenalinkontraktion auch bei hoher Belastung stundenlang anhält.

Da vorläufig die obigen Gründe, Oxydation etc., für die Erklärung der raschen Aufhebung der Adrenalinwirkung im lebenden Körper nicht auszureichen scheinen, so möchte ich für dieses Verhalten eine andere Hypothese aufstellen. Wie erwähnt, sprechen gewisse Untersuchungen, sowie eigene Versuche für einen Gegenstoff des Adrenalins. Gegenstoff, wie die blutdruckerniedrigende Substanz kurz bezeichnet sei, ist hier natürlich nicht im Sinn Ehrlichscher Theorien gemeint. Der Gegenstoff ist ja im Körper, in der Nebenniere bereits vorhanden und mag sehr wohl bei dem raschen Abklingen der Adrenalinwirkung eine Rolle spielen, gewissermafsen an die gefährdete Stelle von der Nebenniere oder vom Gewebe aus hinbeordert werden. Darnach müfste man im lebenden Körper zwischen der Inaktivierung und der Zerstörung des Adrenalins unterscheiden. An dieser Stelle ist es wohl zu erwähnen, dafs dem Adrenalin eine alkaloidähnliche Wirkung zugeschrieben wird. In der Tat, wenn man die Wirkungen eines genauer untersuchten Alkaloids (Straubs Versuche mit Veratrin am Aplysienherzen) vergleicht, zeigt sich, dafs für die beiden Gifte Auswaschbarkeit, Zerstörung durch die Zelltätigkeit und als wesentlich eine Elektion durch bestimmte Zellen (s. S. 388, 389), spezifische Affinität, wie z. B. auch beim Strychnin für das Rückenmark, nachweisbar sind.

Eine adrenalinähnliche Substanz im Blute.

Batelli behauptet, im Blutserum Adrenalin nachgewiesen zu haben. Durch ein im Original nachzusehendes Verfahren »konzentrierte« er das im Hundeblutserum enthaltene Adrenalin. Er injizierte das Präparat Hunden und bestimmte durch vergleichende Blutdruckversuche nach Adrenalininjektionen die Konzentration des Adrenalins im Blut $= 5 \cdot 10^{-8}$. Ehrmann

(s. Anmerkung, S. 368) fand im Blut, das der Vena cava inferior entnommen war, Adrenalin.

In eigenen Untersuchungen verfuhr ich folgendermafsen. Der Gefäfsstreifen wurde wie gewöhnlich vor dem Versuch in Ringerlösung gedehnt, der Versuch in Gang gesetzt, die Ringerlösung entfernt und vorgewärmtes defibriniertes Rinderblut oder Serum (30 Minuten zentrifugiert) in den Versuchszylinder gegeben. In einer Reihe von Versuchen zeigte sich jedesmal eine Kontraktion, die durchaus einer Adrenalinkontraktion ähnlich sieht. (Fig. 28—30.)

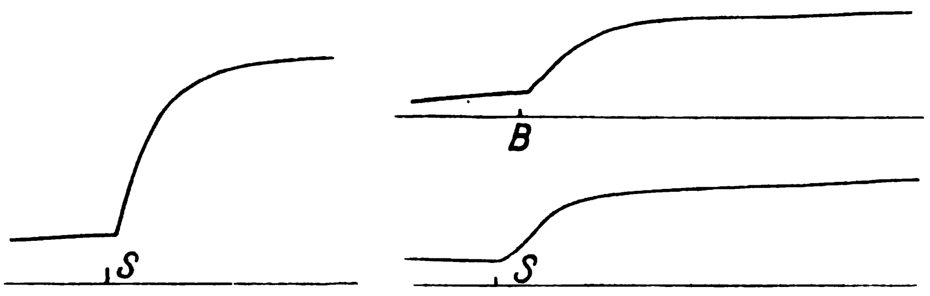


Fig. 28. Subcl. $^{3}/_{4}$ h p. m. 14,2 g Sp. S = 20 ccm Blutserum (Rind).

Fig. 29. Subcl. $^{3}/_{4}$ h p. m. Z. 14,2 g Sp. B = defibriniertes Blut. S = Serum von demselben Blut.

In Fig. 30 dient das (Zwillings)-Präparat der unteren Kurve als eine Art Titre; es wird mit Adrenalin gereizt, das Präparat der oberen Kurve mit Serum.

Ferner wurde Rinderblutserum enteiweifst, wobei ungefähr eine dreifache Verdünnung stattfand. Es wirkt das Filtrat im Sinn einer Adrenalinreizung, wobei es nochmals 1 : 100 verdünnt wurde. (Fig. 31.)

Nach diesen Versuchen erscheint die Vermutung berechtigt, dafs in dem Adrenalin ein Regulativ der Weite des Gefäfssystems gegeben ist.

Dem Adrenalin verwandte Stoffe.

Suprarenin, das Nebennierenpräparat der Höchster Farbwerke, ist nach mehrfachen Behauptungen chemisch identisch mit Adrenalin. Die nachstehende Kurve zeigt, dafs sich dies physiologisch nachweisen läfst. (Fig. 32.)

Zwei weitere Versuche ergaben das gleiche Resultat.

»Soloid Hemisine« Tabletten von Burroughs Wellcome sollen gleichfalls das isolierte wirksame Prinzip der Nebennieren

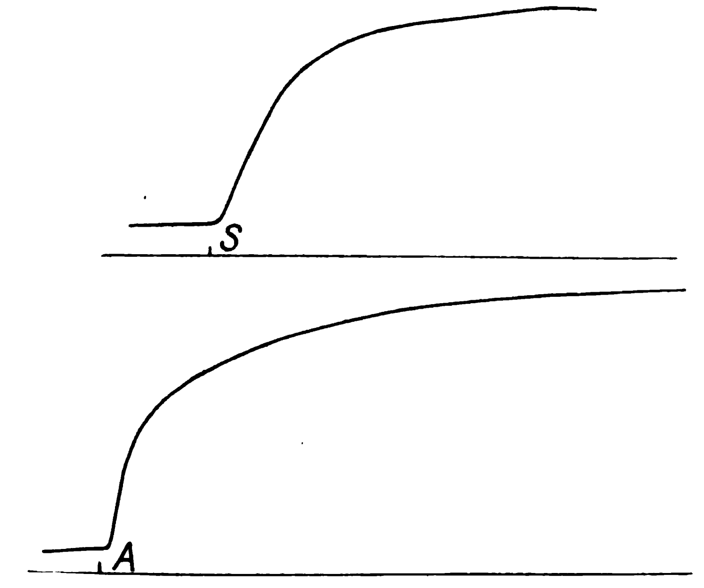


Fig. 30. Subcl. $8\frac{1}{4}$ h p. m. 14,2 g Sp. S = 20 ccm Rinderblutserum $10\frac{1}{2}$ h nach de Entnahme. A = Adrenalin 0,28 mg auf 20 ccm Ringerlösung. Z.

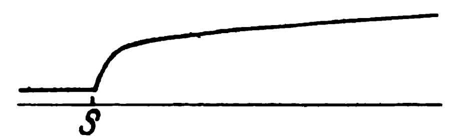


Fig. 31. Subcl. $3\frac{1}{2}$ h p. m. 14,2 g Sp. S = 20 ccm enteiweifstes Serum, 300 fach verdünnt.

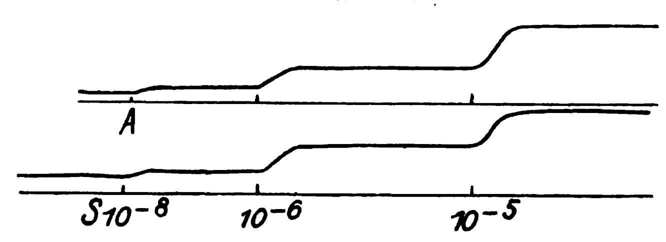


Fig. 32. Subcl. 60 h p. m. 6,2 g Sp. Z. S = Suprarenin und Adrenalin in gleichen steigenden Konzentrationen.

darstellen. Sie sind sehr leicht löslich. Neben dem Vorzug höchst kompendiöser Form haben sie den ausgezeichneter Wirksamkeit und Haltbarkeit. Der Versuch in Fig. 33 ist mit 6 Monate im Anbruch befindlichen Tabletten gemacht.

Von den Suprarenaltabloids der nämlichen Firma sollen, wie mir die Fabrik mitteilte, 1—3 Stück zu 3,5 ccm Kochsalzlösung gegeben und 10 Minuten aufgekocht werden. Das Filtrat wirkt, abgesehen von der etwas umständlichen Herstellung und

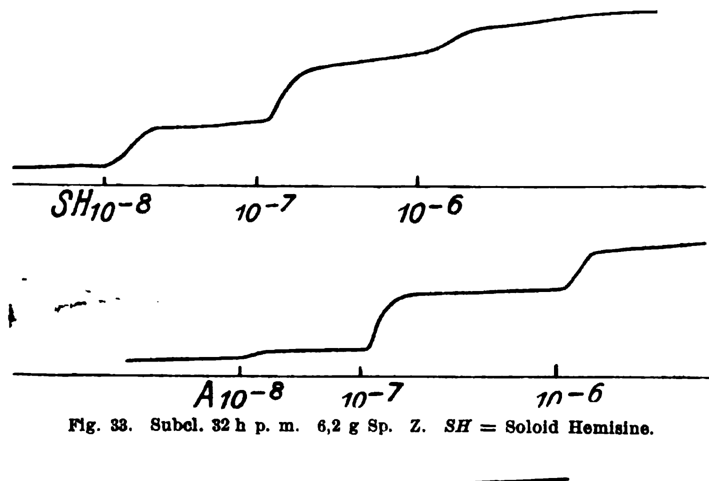


Fig. 33. Subcl. 32 h p. m. 6,2 g Sp. Z. *SH* = Soloid Hemisine.

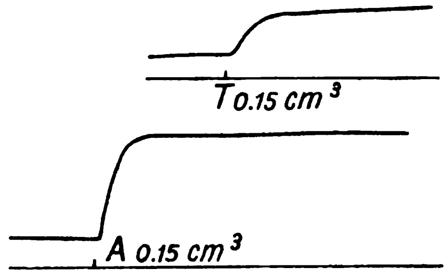


Fig. 34. Subcl. 58 h p. m. 6,2 g Sp. Z. *T* = 0,15 ccm gekocht. Tablettenextrakt (hergestellt aus 2 Tabl. auf 3,5 ccm). *A* = 0,15 ccm der Stammlösung = 0,15 mg Adrenalin.

der ungenauen Dosierung, nicht in dem Maſse kontrahierend wie die anderen Präparate. (Fig. 34.) Die Haltbarkeit dagegen ist eine sehr gute. Das kalt extrahierte, unverdünnte Extrakt hat, wenigstens wenn es nur 1—3 Stunden extrahiert wird, die oben charakterisierte Wirkung.

In den meisten Versuchen wurde Adrenalin verwendet, das vorzüglich haltbar ist. Die Rosafärbung tritt, auch wenn die Flasche täglich geöffnet und mit der Pipette von dem Inhalt genommen wurde, erst nach Wochen oder Monaten auf. Solange

die Verfärbung keine intensive ist, ist eine Beeinträchtigung der Wirksamkeit kaum merklich.

Auf Veranlassung von Herrn Dr. Gürber machte ich Versuche mit Prefssaft[1]), der aus 10 zerkleinerten Nebennieren unter 600 Atmosphären Druck hergestellt wurde. Es liefsen sich etwa 15 ccm gewinnen. 0,02 ccm auf 20 ccm Ringer bewirken eine sehr kräftige Kontraktion des Gefäſsstreifens. (Vgl. Fig. 56.)

Im Anschlufs hieran berichte ich über einige Versuchsergebnisse mit Präparaten pflanzlicher Provenienz, die als blutdrucksteigernde oder hämostyptische Mittel bekannt sind. Für Digitalis haben schon Oliver und Schäfer festgestellt, dafs seine

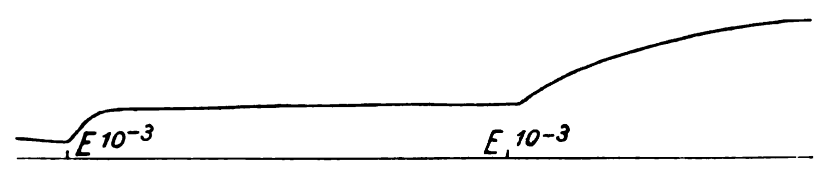


Fig. 35. Subcl. 8 h p. m. 6,2 g Sp. E = Ergotin.

Wirkung eine unvergleichlich geringer blutdrucksteigernde ist als die des Nebennierenextraktes. Nach eigenen Versuchen mit Ergotin, Helleboreïn und Stypticin kann ich diese Angabe bestätigen. In niederen Konzentrationen, unter 10^{-3}, wird eine deutliche Kontraktion am Gefäſsstreifen nicht gefunden. Am kräftigsten wirkt das Ergotin (Fig. 35). (Vgl. dagegen die Ergotinwirkung am Uterus im folgenden Abschnitt). Helleboreïn (Merck), das am besten die in Wasser leicht löslichen Gifte der Digitalisgruppe repräsentiert (Schmiedeberg), liefs gleichfalls in der Konzentration 10^{-3} eine Wirkung erkennen, jedoch in Form einer geringen und träg ansteigenden Kontraktion. Stypticin (Merck) bewirkt am Gefäſsstreifen keine Kontraktion.

Adrenalinwirkung auf andere Gefäſse und einige andere Organe.

Es war anzunehmen, dafs eine so aktive Substanz auch auf andere Organe Einwirkungen ausübe. In der Tat zeigte sich,

1) Bevor die Isolation des wirksamen Prinzips gelungen war, wurden wässerige oder Glyzerinauszüge bezw. Dekokte aus zerkleinerten Nebennieren, späterhin auch die oben erwähnten Tabloids angewendet.

— auch Oliver und Schäfer machten bereits Versuche in dieser Richtung — daſs die glatte Muskulatur im allgemeinen durch Adrenalin beeinfluſst wird, und zwar im Sinne von Kontraktion oder Lähmung (Erschlaffung).

Meine diesbezüglichen Versuche haben zum Teil nur den Wert einer Orientierung, inwiefern sich die hier eingeschlagene Untersuchungsmethode auch auf andere Organe übertragen lieſse. Die Untersuchung der Lungengefäſse beansprucht ein gröſseres Interesse. Die lähmende Wirkung auf die Magenmuskulatur — auf die ich bereits mehrmals hinwies — ist von Boruttau, Langley und anderen Autoren erwähnt. Boruttau

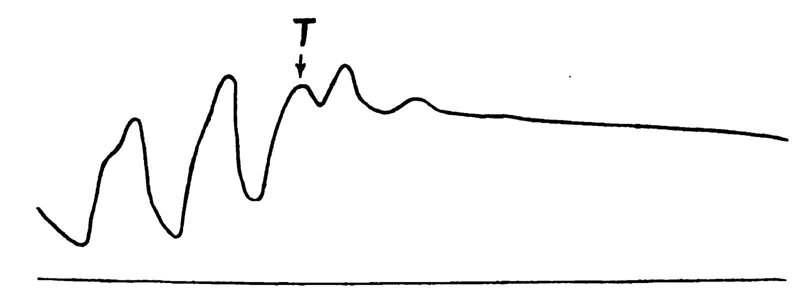


Fig. 36. Froschmagenband, 4 g Sp. T = gekochter Tablettenextrakt.

hat sie auch schon für den Froschmagen festgestellt. Sie scheint für den ganzen Magendarmtrakt zu gelten. Am Ösophagus der Schildkröte hat Botazzi nachgewiesen, daſs Adrenalin die spontanen Kontraktionen aufhebt, für den Kaninchendarm Magnus und andere. Die nachstehende Kurve ist von einem Froschmagenring geschrieben, der in der von Schulz angegebenen Weise präpariert und mit dem Schreibhebel verbunden ist. In Verdünnung von $1 : 10^6$ wurde ein sehr rasches Sistieren der rhythmischen Kontraktionen beobachtet. In der Verdünnung von $1 : 10^5$ und $2 : 10^5$ hörten dieselben für eine Stunde, zumeist sogar dauernd auf.

Nach diesen Beobachtungen an Reptilien- und Amphibienorganen scheint das Adrenalin eine weit verbreitete Wirksamkeit zu besitzen. Ich machte bisher nicht angestellte diesbezügliche Versuche an Fischmagen (Barsch und Aal). Bei

dem letzteren sind die Nebennieren anatomisch recht verschieden von denen der höheren Tiere gestaltet. Mark und Rindenschicht werden durch je ein eigenes Organ repräsentiert (Leydig zitiert nach Goldschmitt). Auch beim Aal, der im Gegensatz zu höheren Tieren die Nebennierenexstirpation monatelang überlebt, läfst sich die hemmende Wirkung des Adrenalins auf die rhythmischen Kontraktionen eines Magenringes deutlich nachweisen.

An kleinen ausgeschnittenen Stückchen der Kaninchenblase, die analog den Gefäfsstreifen präpariert wurden, kon-

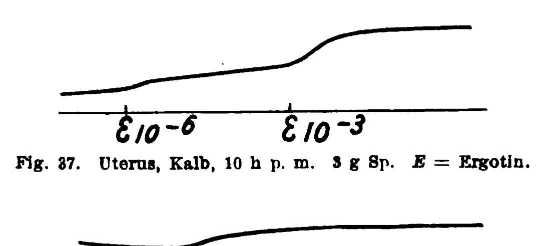


Fig. 37. Uterus, Kalb, 10 h p. m. 3 g Sp. E = Ergotin.

Fig. 38. Vena jugularis (Rind) 2 h p. m. 4,1 g Sp. A = 1 : 50 000.

statierte ich bei Zugabe von Adrenalin in der Verdünnung 10^{-7} und 10^{-6} eine schwache Kontraktion.

Am exzidierten überlebenden Kaninchenuterus in toto hat Kurdinowsky Versuche angestellt und gefunden, dafs Adrenalin Kontraktionen hervorruft, die intensiver zu sein pflegen als die durch Ergotinpräparate. Die Kurve in Fig. 37 stammt von einem ca. 3 cm langen und 1 cm breiten Stückchen aus dem Uterus eines Kalbes. Der Streifen wurde wie ein Gefäfspräparat im Versuchszylinder befestigt und mit einer Ergotinlösung gereizt. In einem Versuch, wo das Präparat mit Adrenalin und mit Ergotin gereizt wurde, zeigte sich die Adrenalinkontraktion in der Tat etwas stärker.

Auf Venenstreifen (Vena jugularis vom Ochsen) wirkt Adrenalin gleichfalls kontrahierend. In Fig. 38 ist die Kontraktion eines Längsstreifens aus der Vene aufgezeichnet; ein Stück aus einem aufgeschnittenen Ring kontrahierte sich merk-

würdigerweise nicht. (Vielleicht verlaufen die glatten Muskelfasern in diesem Präparat vorzugsweise in der Längsrichtung.)

Lungengefäfse.

An diesen soll die kontrahierende Wirkung des Adrenalins versagen. Speziell Brodie und Dixon stellten in ihren Durchströmungsversuchen an überlebenden Säugetieren fest, dafs der Druck im Lungenkreislauf durch Adrenalinlösungen nicht, dagegen in anderen Gefäfsgebieten deutlich erhöht wird. Sie schliefsen hieraus, dafs die Lungengefäfse eine Sonderstellung

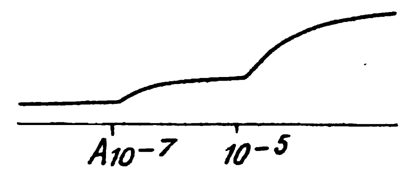


Fig. 39. Lungenarterie. 10 h p. m. 14,2 g Sp.

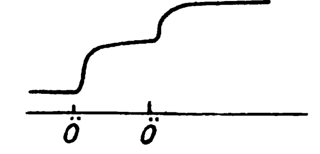


Fig. 40. Lungenarterie. 2 h p. m. 8 g Sp. Kontraktion auf Öffnungsschlag mit Supperposition einer zweiten.

einnehmen und nicht vasomotorisch innerviert sind. Daraus aber, dafs Bariumchlorid, das muskulär wirken soll, auch die Lungengefäfse kontrahiert, folgern sie, dafs Adrenalin nicht muskulär, sondern auf die Nervenendigungen wirkt.

Eine Besprechung der Literatur über die Wirkung des Adrenalins auf die Lungengefäfse findet sich in der eingangs erwähnten Arbeit von Möller. Die Ansichten der Autoren gehen gleich der von Brodie und Dixon dahin, dafs Adrenalin entweder gar nicht oder sehr schwach auf die Lungengefäfse wirke. Möller spricht sich nach eigenen Versuchen an Froschlungen gegen die Wirksamkeit des Adrenalins aus.

Mehrere Versuche an Lungengefäfsen nach der hier angegebenen Methode ergaben unzweifelhaft die Wirksamkeit des Adrenalins auch auf diese Präparate. Die Kontraktionen, Fig. 39, sind sehr deutlich, wenn auch schwächer als z. B. an Subclavien und Karotiden. Es erklärt sich dies daher, dafs die betreffenden Gefäfse, die zwar ein nicht viel geringeres Kaliber wie Carotiden hatten, eine schwächere Musku-

latur aufweisen. Dies sieht man leicht makroskopisch, ferner auch an der Höhe der Kontraktion auf Öffnungsschlag.

Einige Experimente führte ich am lebenden Tier aus.

Ätherisierten Kaninchen wurde die Bauchhöhle eröffnet und 5 ccm einer 1 : 10000 Adrenalinlösung in eine Darmschlinge injiziert. Die Peristaltik des betreffenden Darmabschnittes (Dickdarm) wurde auf mehrere Zentimeter weit aufgehoben, während sie in den anderen Darmpartien sehr lebhaft war.

Subkutane Injektionen in Kaninchenohren mit dem, wie oben näher angegeben, bei Zimmertemperatur gewonnenen Extrakt aus Nebennierentabletten wurden nicht mit einer Erblassung des Gewebes beantwortet, wie dies bei dem gekochten Extrakt der Fall ist. Es schien mir diese Injektion vielmehr eine Hyperämie hervorzurufen, welche aber schliefslich eine Folge der mechanischen Reize sein könnte.

Atropin.

Am körperwarmen Gefäfspräparat erfolgt auf Zugabe von Atropin eine Erschlaffung. Fig. 41.



Fig. 41. Subcl. 2½ h p. m. 6,2 g Sp. *At* = Atropin 1 : 2000.

Bei niederer Temperatur, 12°, tritt diese Wirkung so gut wie nicht ein; ebenso nicht an älteren Präparaten, an denen Adrenalin nicht mehr kontrahierend wirkt.

Bei elektrischer Reizung eines mit Atropin (1 : 2000) 20 Minuten vergifteten, frischen Präparates fällt die Zuckung deutlich und konstant weniger kräftig aus als am unvergifteten Kontrollpräparat. Fig. 42. Dagegen ist die Zuckung des längere Zeit in körperwarmer Atropinringerlösung befindlichen Präparates annähernd gleich hoch der des unvergifteten Präparates. Fig. 43. [Der Anschauung, dafs Atropin als Nervinum wirkt (vgl. hierzu »Angriffspunkt des Adrenalins« S. 386 ff.), widerspricht an diesen Befunden nur die verminderte Zuckung des kurze Zeit der Wärme

ausgesetzten, frischvergifteten Präparates. Man könnte dies mit einer Reizung auf die dann noch intakten dilatatorischen Nervenapparate erklären, welche dem Kontraktion bewirkenden elektrischen Schlag entgegensteht.]

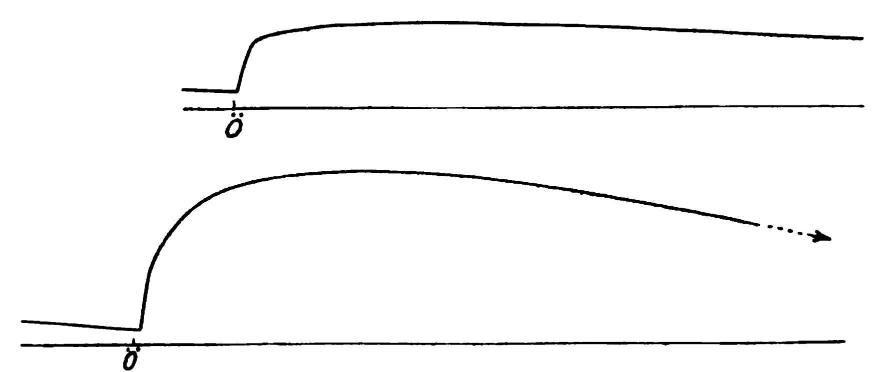


Fig. 42. Subcl. 1 h p. m. 51,4 g Sp. Z. Obere Kurve von einem Präparat, das bis zur Reizung durch den Öffnungsschlag in Atropinringer (1 : 2000) sich befindet.

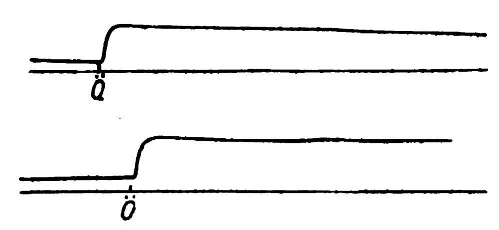


Fig. 43. Subcl. 8 h p. m. 51,4 g Sp. Obere Kurve von einem Präparat, das sich seit 5 h in körperwarmer Atropinringerlösung 1 : 1000 befindet. Untere von dem unvergifteten Zwillingspräparate.

In der Konzentration von $2 \cdot 10^{-5}$ läßt sich noch eine erschlaffende Wirkung des Atropins konstatieren, bei 10^{-5} ist sie nicht mehr sicher bemerklich.

Die lähmende Wirkung auf die Froschmagenkontraktionen ist auch bei ziemlich hoher Konzentration nicht sicher zu erreichen.[1]) Schulz hat zu diesem Zweck eine sehr hoch konzentrierte Lösung, 1 : 100, angewendet, womit er die Präparate betupfte. Wenn ich zum Zweck elektrischer Reizung die rhythmischen Kontraktionen des Froschmagenringes

1) Mit dieser Erfahrung stimmen gleichfalls am Froschmagen vorgenommenen Versuche von Beck überein (Zentralbl. f. Physiol. Bd. XIX, 15).

beseitigen wollte, gebrauchte ich mit vollständigem dauernden Erfolg eine Adrenalinlösung von 1 : 50000.

Curare.

Seine Wirkung bezüglich Gefäfserweiterung (Erschlaffung) ist geringer als die des Atropins. (S. Fig. 44.) Auf den Antagonismus

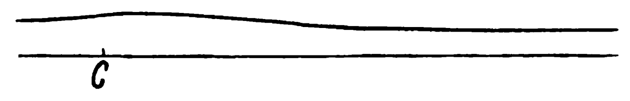


Fig. 44. Subcl. 6 h p. m. 6,2 g Sp. C = Curare 1 : 2000.

dieser Gifte mit Adrenalin werde ich bei der Besprechung des Angriffspunktes des Adrenalins zurückkommen.

Cocain.

Auch für dies Alkaloid ist eine gefäfserweiternde Wirkung nachzuweisen. Cocainum hydrochloricum 1 : 100 wirkt in etwa gleichem Grade erschlaffend wie Atropin 1 : 1000. Cocain 1 : 1000 erschlafft den Gefäfsstreifen nicht merklich. Brodie und Dixon berichten, dafs bei den erwähnten Durchströmungsversuchen erst eine 1 bzw. 5proz. Cocainlösung erweiternd auf die Gefäfse wirkt. Ergebnisse von Versuchen mit Cocainadrenalinlösungen, die auch praktisch-medizinisches Interesse haben, werden gelegentlich an anderer Stelle veröffentlicht werden.

Leitungswasser.

In Quellwasser (aus der städtischen Wasserleitung) wird die Empfindlichkeit der Präparate für Reizungen rasch geschädigt und aufgehoben. Hierbei erlischt die für Adrenalin früher als die für elektrische Reize. (Fig. 45.)

Kaliumchlorid.

Die glatte Muskulatur ist für die Giftwirkung des Kaliumchlorids weniger empfindlich als die quergestreifte. Zum Beispiel sind 48—72 Stunden in 0,5 ‰ KCl Lösung gehaltene Präparate selbst noch durch Adrenalin erregbar. In einem Fall war die Erregbarkeit des Präparates auch nach fünftägigem Verweilen

in 0,5‰ KCl für Adrenalin nicht erloschen. Bei den Nerven quergestreifter Muskeln wäre eine tödliche Vergiftung zweifellos (vgl. Overton, Pflügers Archiv 105). In einer 0,5 proz. Lösung ist nach 8 Stunden die Empfindlichkeit für Adrenalin nicht mehr vorhanden, die für elektrischen Reiz noch ganz deutlich, wobei es gelingt, eine weitere Zuckung zu superponieren. (Fig. 46.)

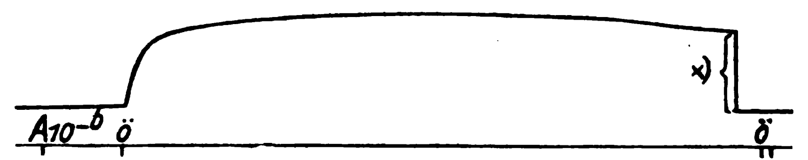


Fig. 45. Subcl. 1 h in Leitungswasser von 36°. 6,2 g Sp. Adrenalin unwirksam.
*) Absinken des Hebels bei Trommelstillstand von $1^1/_2$ h. Öffnungsschläge darnach unwirksam.

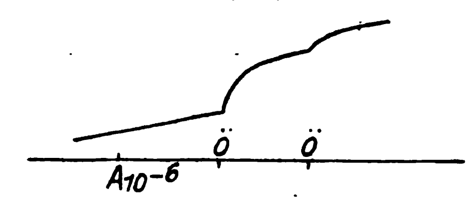


Fig. 46. Subcl. $8^1/_4$ h in 0,5 proz. Kaliumchloridlösung. 12,4 g Sp.

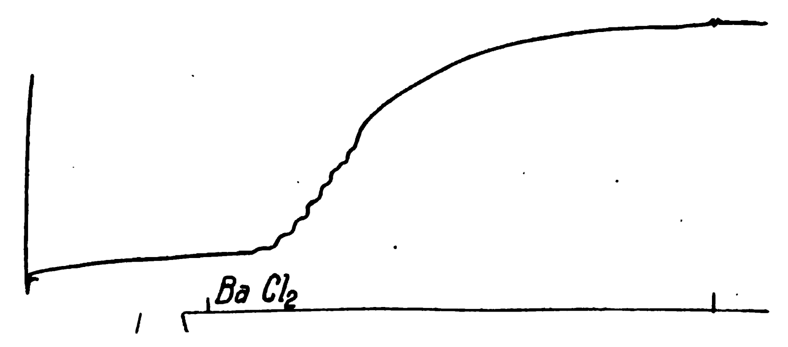


Fig. 47. Subcl. 10 h p. m. 6,2 g Sp. $BaCl_2$ = Zugabe von 0,4 $BaCl_2$ zu 20 ccm Ringerlös.

Bariumchlorid.

Um erheblichere Kontraktionen auszulösen, bedurfte es an unserem Präparat einer ziemlich hohen Konzentration, 0,5—2%. Am Froschmagenring war eine 3—6 fach niedrigere Konzentration imstande noch kräftigere Kontraktionen zu bewirken. An der Kontraktion des Gefäßstreifens ist der eigentümliche treppenförmige Anstieg der Kurve bemerkenswert.

Angriffspunkt des Adrenalins.

Nur von wenigen Autoren wurde anfänglich die Meinung vertreten, dafs das Adrenalin zentral wirke, so von Szymonowitcz und Cybulski, sowie auch von Tigerstedt. Die vorzüglich periphere Wirkung des Giftes ist jetzt aufser Frage. Fraglich ist nur, ob es an den glatten Muskelfasern oder an den Nervenendapparaten angreift. Boruttau hält in einer früheren Arbeit (Pflügers Arch. Bd. 78, 1899) die Wirkung des Nebennierenextraktes auf die Gefäfsmuskulatur für wahrscheinlich; für die andersartige Wirkung auf den Darm nimmt er an, dafs das Gift an nervösen Organen angreift, da »auf zwei anatomisch und funktionell sonst durchaus gleichartige Gewebe« eine entgegengesetzte Wirkung schwer erklärbar sei. Langlois läfst die Frage offen, Langley neigt mehr zur Annahme muskulärer Wirkung. Nach Brodie und Dixon wirkt das Adrenalin auf die Gefäfsnerven. Ihre Beweise gründen sich hauptsächlich darauf, dafs gewisse Nervengifte, Apocodein, Cocain etc. antagonistisch wirken, dafs ferner das Adrenalin an den Lungengefäfsen unwirksam sei. Über den letzten Punkt vergleiche man das über die Versuche an Lungengefäfsen Gesagte (S. 381). 24 Stunden nach Tötung des Tieres fanden Brodie und Dixon noch eine Kontraktion der (Extremitäten)-Blutgefäfse auf Bariumchlorid, auf Adrenalin aber nicht mehr. Bei geeigneter Konservierung und Methode bleibt, wie oben gezeigt, das Adrenalin wesentlich länger nach der Tötung an den Gefäfsen wirksam, nach 24 Stunden ist seine Wirksamkeit noch unvermindert.

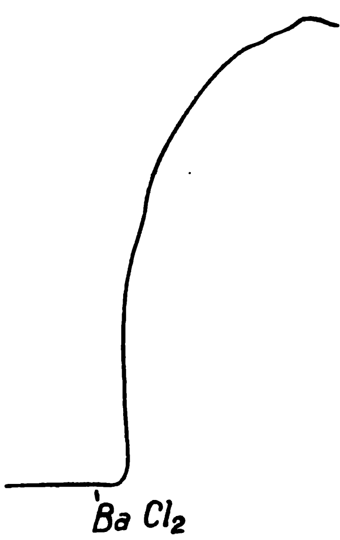


Fig. 48. Froschmagenband. 4 g Sp. Bariumchlorid 1 : 300.

Läwen kommt auf Grund von Versuchen mit Curarin-Suprarenin zu der Ansicht, dafs die glatten Muskelfasern den Angriffspunkt des Adrenalins bilden.

Diese aus der Literatur herausgegriffenen Beispiele von Ansichten — von einer theoretischen Diskussion der Experimente mufs ich absehen und werde nur noch auf die Läwenschen Versuche etwas eingehen — ergeben, dafs über die interessante Frage die Ansichten der Autoren bis in die neueste Zeit geteilt sind. Nach den neueren literarisch-kritischen Besprechungen (Möller etc. s. S. 353) ist die Frage noch nicht definitiv beantwortet. Nach eigenen Versuchen wurden folgende Erfahrungen gewonnen:

I. Eine Anzahl Versuche mit antagonistisch wirkenden Nervinis, hauptsächlich Atropin, wurden ausgeführt, wobei sich ein deutlicher Antagonismus nachweisen läfst, was allerdings mit Vorsicht gedeutet werden mufs, so lange der Angriffspunkt

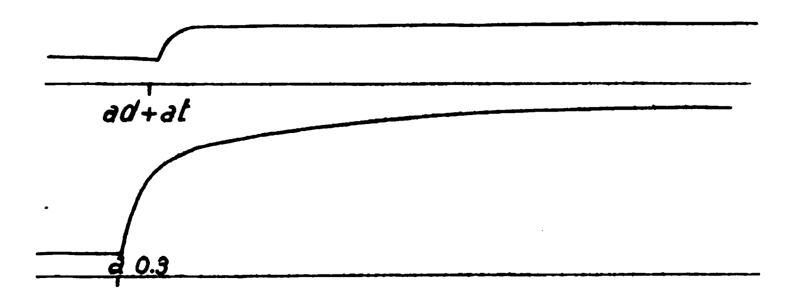


Fig. 49. Subcl. $2^1/_2$ h p. m. 6,2 g Sp. Z. ad + at = 0,3 Adrenalin und 1,5 Atropin. Adrenalin = 1 : 50000, Atropin = 1 : 1000.

der antagonistisch wirkenden Substanz nicht genau bekannt ist. In schwächerem Grade als Atropin wirken Cocain und Curare antagonistisch.

Gegen die Läwensche Beweisführung, dafs Adrenalin ein Muskelgift sei, sind Einwände zu machen. Er folgert: »Wenn ein curarisierter Frosch noch Suprareninwirkung zeigt, so ist das ein Beweis a fortiori, dafs Suprarenin keine Nervenwirkung haben kann.« Diese Voraussetzung, dafs Suprarenin das schwächere Gift sei, ist ja gerade im Hinblick auf die auch von Läwen nachgewiesene aufserordentliche Toxizität des Adrenalins (Suprarenins) unwahrscheinlich. Tillie, den Läwen zitiert, sagt a. a. O. übrigens nur: »Man wird wohl mit Sicherheit annehmen, dafs das Curarin, wenn auch in viel schwächerem Grade doch

in derselben Weise auf die äufserste Peripherie der Gefäfsnerven wie auf diejenige der motorischen Nerven einwirkt.« Dagegen äufsert Grützner: »Lähmend (auf die glatten Muskeln nämlich) wirken Atropin, Nikotin, Cocain. Curare dagegen ist namentlich im Verhältnis zu seiner Wirkung auf die motorischen Nervenendigungen quergestreifter Muskeln wirkungslos oder nahezu wirkungslos.« Eucain- und Tropacocainlösungen (1 : 1000) vermindern nach Läwens Versuchen die Suprareninwirkung, was, wenn er sich auf die antagonistische Wirkung beziehentlich Nichtwirkung des Curarins allein stützen will, einen Widerspruch bedeutet.

II. Aufser dem deutlichen Antagonismus des Atropins und anderer Alkaloide, worauf doch immerhin ein gewisser Wert zu legen ist, glaube ich noch andere Beweise für die Nervenendwirkung des Adrenalins anführen zu können. In ziemlichem Mafse wahrscheinlich ist sie schon durch die Wirksamkeit so niederer Konzentrationen, da von den beiden als Angriffspunkt in Frage kommenden Gebilden die Nerven an Masse weit hinter den Muskeln zurückstehen.

III. Die Adrenalinwirkung nimmt von Tag zu Tag ab (s. S. 366) und ist erloschen, während die Empfindlichkeit für muskuläre, elektrische Reizung noch sehr gut erhalten ist. Ein solches Verhalten ist wohl so zu verstehen, dafs, ganz in Analogie zu einer

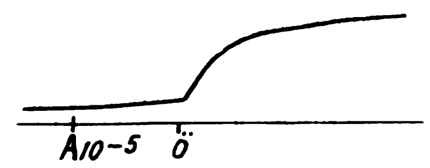


Fig. 50. Subclaviastreifen $6^1/_2$ d p. m., am 1. u. 3. Tag mit Erfolg durch Adrenalin gereizt.

Erscheinung des Absterbens beim quergestreiften Muskel, die früher absterbenden Nerven den Angriffspunkt des Adrenalins bilden. Ich verweise auf die Kurven in Fig. 17 und gebe noch eine zweite derartige Kurve wieder. Die Präparate in der Fig. 17 sind nur zu je einem Versuch benutzt; der zu dem Versuche in Fig. 50 dienende Gefäfsstreifen war am ersten und dritten

Tage nach der Schlachtung des Tieres mit Adrenalin in der gewöhnlichen Weise und mit zu erwartendem Erfolg (Zuckungshöhe am 1. Tag 19 mm, am 3. Tag 4 mm) gereizt worden. In Ringerlösung, bei niederer Temperatur bewahrt, ist der nämliche Streifen am sechsten Tage elektrisch gut, durch Adrenalin nicht reizbar.

IV. Im Sinne einer Nervenwirkung ist es auch zu deuten, dafs Adrenalin nur innerhalb eines gewissen Temperaturbereiches wirksam ist. Für einen anderen sympathischen Nerven, den Accelerans cordis, hat Baxt (zitiert noch v. Frey, Sitzungsber. der Physikal.-Medizin. Ges. Würzburg 1905) eine ähnliche Abhängigkeit von der Temperatur nachgewiesen.

V. Die Kaliumchloridvergiftung beginnt nach den Untersuchungen Overtons früher an den Nerven als an den Muskeln der quergestreiften Muskulatur. Ein mit KCl vergifteter Gefäfsstreifen wird für Adrenalin früher unempfindlich als für elektrischen Reiz (s. S. 385).

VI. Adrenalin wirkt auf das Gefäfssystem erregend, am Darmtrakt lähmend. Wie oben gesagt, kommt dem auf bestimmte Weise gewonnenen Extrakt aus den die gesamte Nebennierensubstanz enthaltenden Tabloids eine eigentümliche Darm-(Magen)-reizende Wirkung zu. Man mufste nun umgekehrt erwarten, dafs dieses Extrakt, wenn es einen konträr wirkenden Stoff zu dem aus dem gleichen Organ gewonnenen Nervengift Adrenalin enthielt, nicht erregend, sondern lähmend auf die Gefäfse einwirkt, was sich auch bestätigte (s. S. 371). Auch hierin darf man einen gewissen Beweis für die Nervenendwirkung erblicken.

VII. Es kann noch als Beweis gelten, dafs an älteren Präparaten Atropin gleich Adrenalin unwirksam wird.

VIII. Ein neuerdings von Magnus angegebener Beweis für die Nervenwirkung erscheint mir sehr erwähnenswert und einleuchtend. Die Sistierung der spontanen Darmkontraktionen am ausgeschnittenen, überlebenden Präparat erfolgt nach Trennung der den Auerbachschen Nervenplexus enthaltenden Darmschicht, welche Methode eben Magnus eingeführt hat. Der Schlufs, dafs das gleichfalls die Kontraktionen aufhebende Adrenalin an

diesem Nervenplexus angreift, liegt sehr nahe. Wenn nun auch noch die restierende Schicht mit Adrenalin (Suprarenin) vergiftet wird, so bleibt sie doch muskulär (z. B. mechanisch) gut reizbar.

Neben den bisher vorgebrachten Fragen habe ich auch noch einige andere, für die Methode interessierende untersucht. Eine Anzahl Untersuchungen wurden ausgeführt: I. über das Verhalten der Präparate in isotonischer, bzw. hypotonischer Ringerlösung, sowie II. über die Frage der Sauerstoffzufuhr.

I.

Verglichen wurde das Verhalten der Präparate in drei Ringerlösungen von nachstehender Zusammensetzung:

a)	b)	c)
9 ‰ NaCl	8,5 ‰ NaCl	6,5 ‰ NaCl
0,2 ‰ KCl	0,2 ‰ KCl	0,2 ‰ KCl
0,2 ‰ $CaCl_2$	0,2 ‰ $CaCl_2$	0,2 ‰ $CaCl_2$

Zur Reizung wurden Zwillingspräparate verwendet und sowohl elektrisch als chemisch (Adrenalin) gereizt. Es ergeben sich hierbei an frischen Präparaten in den Reizeffekten keine wesentlichen Unterschiede. Dagegen fand ich in drei Versuchen, dafs in hypotonischer (!) Ringerlösung, 6,5 NaCl ‰, längere Zeit bewahrte Präparate für elektrischen Reiz als auch für Adrenalinreizung etwas besser und länger als in isotonischer empfindlich blieben.

II.

Der Sauerstoff wurde aus einem Gasometer entnommen und vom Boden des Versuchsgläschens aus durch die Ringerlösung hindurchgeleitet. Bei den Präparaten, die Sauerstoffzufuhr erhielten, hätte man einen flotteren Ablauf der Zuckungskurve und vielleicht eine kräftigere Kontraktion voraussetzen können. Indes ergab eine grofse Versuchsreihe von elektrischen Reizungen an Zwillingspräparaten in dieser Beziehung keinen deutlichen Unterschied zugunsten der Sauerstoffzufuhr. Jedoch bei länger im Gang erhaltenen Versuchen, besonders bei höherer (Körper)-Temperatur und mehreren Reizungen am gleichen Präparat, zeigte

sich, dafs das mit Sauerstoff gespeiste etwas länger und besser elektrisch erregbar bleibt. (Fig. 51, 52.)

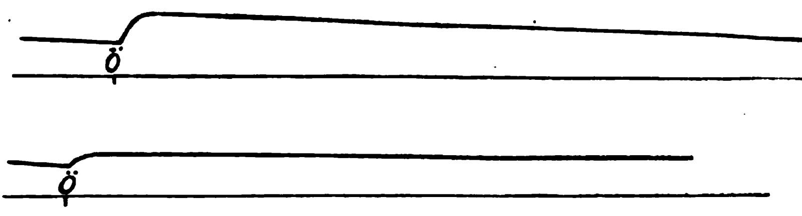


Fig. 51. Subcl. 11 h in Ringerlösung von 37°. Z. 51,4 g Sp. Oberes Präparat erhielt ständige O_2-Zufuhr, unteres gar keine. 5. elektr. Reizung.

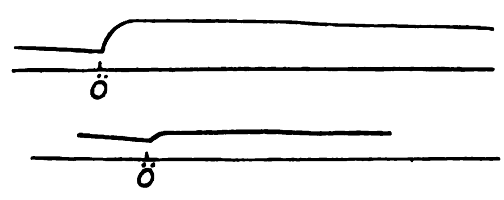


Fig. 52. Dieselben Gefäfsstreifen wie in Fig. 51. 12 h in Ringer von 37°. 6. Reizung.

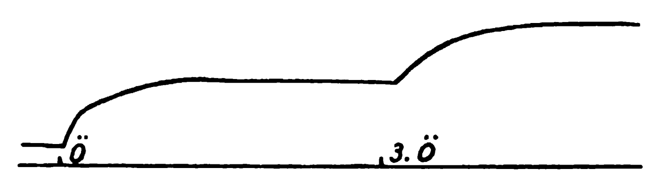


Fig. 53. Subcl. 51,4 g Sp. $5^1/_2$ h in Ringer von 37°. Sauerstoffzufuhr. Zuckung auf Öffnungsschlag mit Superposition einer 2. Zuckung. 3. Ö = 3 Öffnungsschläge hintereinander.

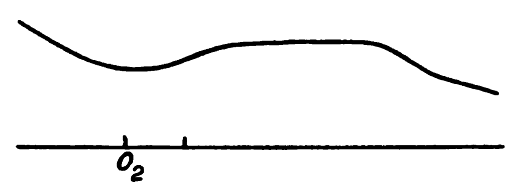


Fig. 54. Subcl. $8^1/_2$ h p. m. 51,4 g Sp. Bei der ersten Marke wird die Sauerstoffzufuhr begonnen, bei der zweiten abgestellt. 1 Minute = 2 mm.

Der Ablauf der Zuckung auf Öffnungsschlag ist bei frischen Zwillingspräparaten zeitlich annähernd gleich. Offenbar verhindert die tonisierende Wirkung des Sauerstoffs das etwa zu erwartende raschere Absinken der Kurve. Die Tonussteigerung durch den Sauerstoff wurde in einer Reihe von Versuchen beobachtet. Vgl. die Kurve in Fig. 54. Auch Mac William hat gefunden, dafs der Sauerstoff auf die ausgeschnittenen Gefäfse kontrahierend wirkt.

Eine Reizung von Zwillingspräparaten mit hoher Adrenalinkonzentration bei hoher Spannung, wobei die Reizlösung im Gläschen verbleibt, ergibt konstant eine gröſsere Kurvenhöhe für das Präparat mit Sauerstoffzufuhr. (Fig. 55, 56).

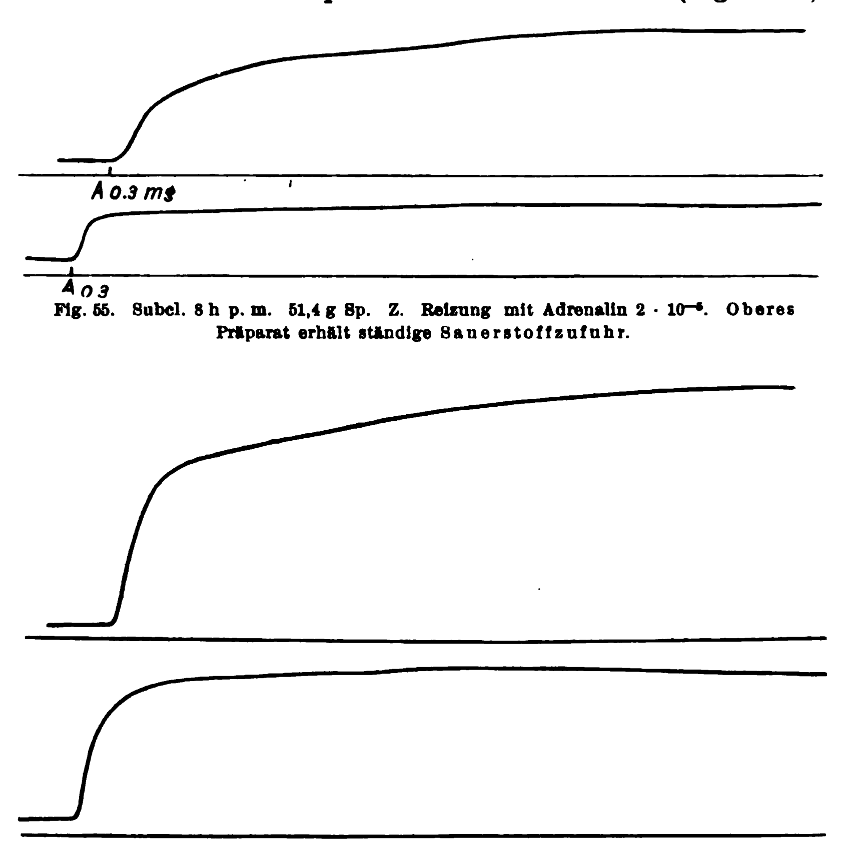


Fig. 55. Subcl. 8 h p. m. 51,4 g Sp. Z. Reizung mit Adrenalin $2 \cdot 10^{-6}$. Oberes Präparat erhält ständige Sauerstoffzufuhr.

Fig. 56. Subcl. 10 h p. m. 14,2 g Sp. Z. Reizung mit 1 : 1000 verdünntem Nebennierenpreſssaft. Oberes Präparat erhält ständige Sauerstoffzufuhr.

Bei Reizungen mit geringen Adrenalindosen und -konzentrationen wurde ein Unterschied zugunsten der Sauerstoffzufuhr nicht konstant beobachtet.

Entfernt man die nicht mit Sauerstoff durchleitete Ringerösung aus dem Versuchsgläschen und gibt mit Luft stark durchgeschüttelte Ringerlösung (30°) hinzu, so zieht sich das Präparat, wie in der Kurve in Fig. 57 zum Ausdruck

kommt, für kurze Zeit zusammen. Bei Zugabe einer nicht mit Luft durchgeschüttelten Ringerlösung von 30° wird eine derartige Kontraktion nicht beobachtet. Man mufs daran denken, dafs diese Erscheinung durch den Luftsauerstoff verursacht wird.

Wird einem mit Adrenalin gereizten Präparate (hohe Spannung) dauernd Sauerstoff zugeführt, so gelangt die Kontraktionskurve, wenn die Reizlösung alsbald nach der Reizung

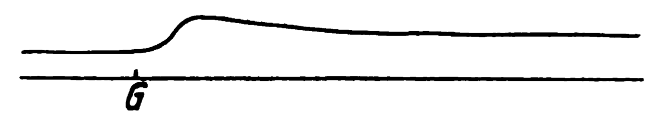


Fig. 57. Subcl. 50 h p. m. 6,2 g Sp. G = Zugabe der mit Luft durchschüttelten Ringerlösung.

entfernt wird, nicht sehr viel, aber doch deutlich rascher zur Abszisse, was mit der rascheren Zerstörung des Adrenalins zusammenhängen wird.

Offenbar haben die Gefäfspräparate kein grofses Sauerstoffbedürfnis; nach Versuchen von Magnus erstickten ausgeschnittene, überlebende Darmstücke von Warmblütern in körperwarmer Ringerlösung ohne Sauerstoffzufuhr nach zwei Stunden. Bei Sauerstoffzufuhr wurden sie sieben Stunden reaktionsfähig erhalten. Unter beiden Bedingungen reagieren die Gefäfsstreifen die doppelte Zeit und länger auf den elektrischen Reiz.

Nach diesen Erfahrungen wurde in dem letzten Teil der Versuche der Sauerstoff meistens nicht ständig, sondern nur zeitweise, entweder für einige Minuten im langsamen Strom — 30 bis 60 Bläschen pro Minute — oder in einem kurzen, kräftigen Aufwallen während der Dehnung durch die Ringerlösung im Versuchszylinder geleitet. Wurde ein Präparat zu mehreren Reizungen benutzt, so wurde die Sauerstoffzuleitung von Zeit zu Zeit wiederholt. So war einerseits die Erhaltung der wenig sauerstoffbedürftigen Präparate genügend garantiert, anderseits wurde einer störenden tonischen Wirkung des Sauerstoffs vorgebeugt.

III. Bemerkung über die »Totenstarre« und den »Tonus« der glatten Muskulatur.

Nach Beobachtungen von Kühne, zitiert nach Meirowski, speziell nach Untersuchungen des letzteren, soll die Totenstarre

der glatten Muskulatur zehn Minuten bis längstens sieben Stunden nach dem Tode eintreten. Hiernach hätte man in den nach unserer Versuchsanordnung gemachten Versuchen gewisse Störungen oder Unterschiede finden müssen; dies war aber niemals der Fall. Das was Meirowski als Totenstarre bezeichnet, ist meines Dafürhaltens eine durch die Reizung bei der Präparation, die Abkühlung und die Wirkung des Luftsauerstoffs hinlänglich erklärte Zusammenziehung des Präparates, ein verstärkter

Tonus.

Diese hervorstechende Eigenschaft der glatten Muskulatur ist allerdings leicht eine Quelle für Störungen der Versuche. Die Beseitigung des Verkürzungszustandes erwies sich als durchaus notwendig. Eine Anzahl Versuche mit Atropin und Kohlensäure führten nicht zu dem gewünschten Resultat. Die Giftwirkung hätte, auch selbst bei genügender Tonusbeseitigung, an sich die Versuche beeinträchtigt. Grützner schlägt hierfür vor: . . . . . »daſs man diesen Tonus durch verschiedene Mittel herabsetzen kann, habe ich schon erwähnt. Erhöhung der Temperatur wirkt vielfach in diesem Sinn. Desgleichen verschiedene Gifte (Morphin nach Morgen, Atropin nach Schulz, Cocain nach Bottazzi), schlieſslich am einfachsten wohl Ruhe. Das längere Liegenlassen des Präparates oder der Organe, aus welchen man das Präparat herstellt (im Kühlen, natürlich vor Schädlichkeiten wie Vertrocknung usw. geschützt) wirkt wohl am sichersten und einfachsten.« Abgesehen von der Fraglichkeit des Erfolges bei unserem Präparat — unter dem Einfluſs der Abkühlung kontrahiert es sich ja zunächst noch mehr — würde man nach dem Vorschlag von Grützner nicht zur Untersuchung genügend frischer Präparate gelangen. Für Untersuchungen von Nervengiften wäre das ein besonderer Nachteil, da man zunächst nicht weiſs, wie lang diese rascher absterbenden Organe, speziell beim Warmblüter, funktionstüchtig bleiben.

Die eingangs erwähnte Dehnung erscheint also am zweckmäſsigsten. Sie beseitigt den Tonus in kurzer Zeit und läſst auch beim Absterben des Präparates keine Verkürzung aufkommen, wie die Kurven in Fig. 45 und Fig. 58 dartun. Der

Tonus des herausgeschnittenen Präparates ist unter sonst gleichen Umständen von erheblich verschiedener Stärke. Wurde nämlich, wie in einem Teil früherer Versuche, mit einer geringeren Belastung, 50 g, gedehnt, so reagierten eine Anzahl Präparate auf Adrenalinreizung mit kräftigen Kontraktionen, eine Anzahl sehr

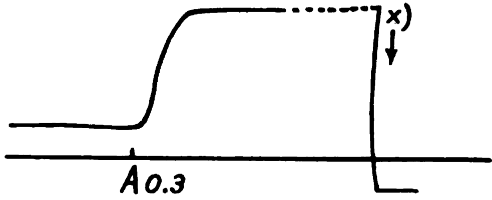


Fig. 58. Karotis, 7 h p. m. *) Trommelstillstand. Absinken des Schreibhebels in 18 h. (Tod des Präparates.)

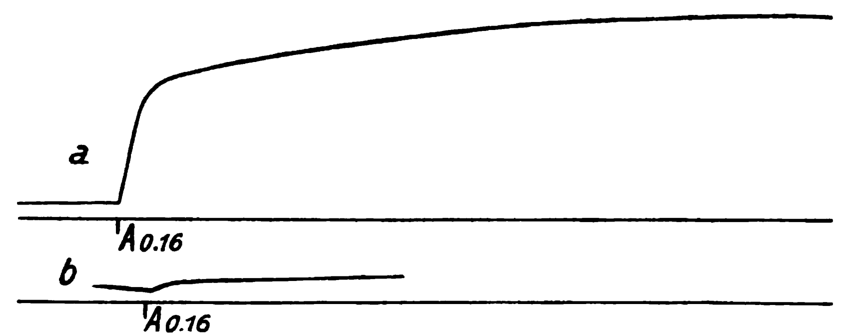


Fig. 59 Subcl. 8 h p. m. Z. Adrenalin (0,16 mg) 1 : 40 000. Präparat der Kurve a vorher »gedehnt«, das der Kurve b nicht gedehnt.

wenig oder gar nicht. Als die Dehnungsbelastung 85 g betrug, kam ein Versagen am frischen Präparat nicht mehr vor.

Der auffällige Unterschied in den Kurven der Zwillingspräparate in Fig. 59 ist auf die Dauerverkürzung (Tonus), bzw. deren Beseitigung zu beziehen.

Zusammenfassung der wichtigsten Versuchsergebnisse.

1. Die gröfseren Gefäfse des Säugetieres bilden ein Präparat, an dem sich eine ganze Reihe Untersuchungen über glatte Muskelfasern mit Vorteil ausführen lassen, weil sie aufserordentlich lebenszäh sind, und weil die Reizungsergebnisse nicht durch spontane Kontraktionen gestört werden.

2. Die in der Wärme eintretende Erschlaffung wird bei rascher Erwärmung durch eine kurze Erregungsphase eingeleitet.
3. Durch Induktionsschläge können kräftige und langdauernde Zuckungen des Streifens bewirkt werden. Er bleibt bis zu 13 Tagen nach Entnahme des Gefäſses aus dem Tier erregbar.
4. Die Wirkung des elektrischen Reizes wird durch niedrige Temperatur nicht aufgehoben.
5. Der Sauerstoff erhöht den Tonus der Gefäſswand.
6. Adrenalin wirkt alkaloidähnlich, es wird spezifisch gebunden, es ist auswaschbar, es wird vom Gewebe zerstört.
7. Die Schwellenreizkonzentration des Adrenalins wurde zu $1 \cdot 10^{-9}$ gefunden (0,000015 mg auf 15 ccm Ringerlösung bzw. 0,00006 mg auf 1 g Gefäſs).
8. Adrenalin wirkt wahrscheinlich auf die Nervenendigungen.
9. Adrenalin wirkt bei niederer Temperatur nicht auf die Gefäſsstreifen des Warmblüters.
10. Die Suprareninwirkung läſst sich durch die vorliegende physiologische Wertbestimmung als identisch mit der des Adrenalins nachweisen.
11. Eine adrenalinähnliche Substanz findet sich im Blute.
12. Die Lungenarterien werden durch Adrenalin kontrahiert.
13. Es finden sich Hinweise auf die Anwesenheit eines dem Adrenalin konträr wirkenden Stoffes in der Nebenniere.
14. Atropin, Cokain, Curare wirken in verschiedenem Grade gefäſserweiternd und dem Adrenalin antagonistisch.

Zum Schluſs erfülle ich die angenehme Pflicht, meinem verehrten Lehrer und Chef, Herrn Prof. v. Frey, auch an dieser Stelle für sein stetes Interesse an dieser Arbeit meinen ergebensten Dank auszusprechen, der auch den beiden Assistenten des Instituts, den HH. Privatdozenten Dr. Gürber und Dr. Overton, gebührt.

Literaturverzeichnis.

* = die betreffende Arbeit lag im Referat vor.

Battelli, Compt. rend. Soc. de Biol. Paris 1902.
Biedermann, Pflügers Archiv 1904, Bd. 102.
Boruttau, Pflügers Archiv 1899, Bd. 78.
— Nagels Handb. d. Physiol. d. Menschen Bd. 2, 1. Hälfte.
*Bottazzi, Azione dell'adrenal. sul tessuto. Acad. medica Genova 1903, XVIII, 2.
Brodie u. Dixon, Journ. of Physiol. 1904, XXX, 5, 6.
Ellenberger, Vergleichende Anatomie der Haustiere.
Elliot, Journ. of Physiol. 1904, XXXI.
Embden u. v. Fürth, Zentralbl. f. Physiol. 1904, Bd. 18, 2.
Ehrmann, Arch. f. exp. Pathol. u. Pharm., Bd. 53, 1 u. 2.
v. Frey, Sitzungsber. d. Physik.-med. Gesellsch. Würzburg 1905.
v. Fürth, Biochem. Zentralblatt 1903, Bd. 2, 1.
Goldschmitt, Materialien zu einer Monographie über die Nebennieren. Inaug.-Diss. Halle 1904.
Grützner, Die glatte Muskulatur in »Ergebnisse der gesamten Physiologie« 1904, Bd. 2.
Gürber, Zur Kenntnis der wirksamen Substanz der Nebenniere. Zentralbl. f. Physiol. 1898.
Kurdinowski, Zentralbl. f. Physiol. 1904, Heft 1.
Langley, Journ. of Physiol. 1902.
Langlois, Les capsules surrénales. Paris 1904.
Läwen, Arch. f. exp. Pathol. u. Pharmak. 1904, Bd. 51, 4—6.
Mac William, Proceedings Royal Society 1902.
Magnus, Pflügers Archiv 1904, Bd. 102 und 1905, Bd. 108.
Metzger, Zur Kenntnis der wirksamen Substanzen der Nebennieren. Inaug.-Diss. Würzburg 1897.
Meirowski, Pflügers Archiv 1899, Bd. 78.
Morgen, Reizbarkeit u. Starre der glatten Muskeln. Inaug.-Diss. Halle 1888.
Nägeli, Oligo-dynamische Erscheinungen.
Oliver u. Schäfer, Journ. of Physiol. 1894, 1895.
Overton, Pflügers Archiv 1905, Bd. 105.
Pfeffer, Untersuchungen aus dem Botanischen Institut Tübingen.
Schmiedeberg, Grundriſs der Pharmakologie 1902.
Schulz, Engelmanns Archiv 1903, Suppl.
Straub, Arch. di Fisiol. 1903, Bd. 1, H. 1.
Swale Vincent, Die Natur des Suprarenalkörpers des Aales. Journ. of Physiol. XLVIII—XLIX.
*Tigerstedt, Skand. Archiv f. Physiol.
Tillie, Archiv f. exp. Pathol. u. Pharm. 1890, Bd. 47.
Weiſs u. Harris, Pflügers Archiv 1904.

Über die physiko-chemischen Bedingungen der Speichelabsonderung.

Von

Dr. **G. Jappelli**, Assistent.

(Aus dem physiologischen Institut der Kgl. Universität Neapel, unter Leitung von Prof. Fil. Bottazzi.)

I. Zweck der Untersuchungen und technisches Verfahren.

Über den osmotischen Druck des durch Reizung des N. chorda tympani erhaltenen Speichels der Submaxillaris des Hundes existieren sehr dürftige Aufzeichnungen. Die Untersuchungen von Fano und Bottazzi[1]) haben nachgewiesen, daſs er innerhalb ziemlich ausgedehnter Grenzen ($\Delta = 0^0{,}362$—$0^0{,}49$) schwankt, wobei er sich aber stets niedriger erhält als der des Blutes. Nolf[2]) hat bei chloroformierten Hunden niedrigere Werte gefunden ($\Delta = 0^0{,}193$—$0^0{,}396$), die einem Salzgehalt von 0,33—0,65 % für den Speichel der Chorda entsprechen, für den spontanen auch niedrigere Ziffern ($0^0{,}109$—$0^0{,}266$). Derselbe Autor hat, indem er die Untersuchungen Grünbaums[3]) bestätigte, nachgewiesen, daſs in dem Falle die Sekretion hervorgerufen wird, während im

1) Fano et Bottazzi, Sur la pression osmotique du sérum etc. Arch. ital. de Biol. 1896, t. 26 p. 45.

2) P. Nolf, La pression osmotique de la salive sou-maxillaire du chien. Extrait des Bull. de l'Acad. roy. de Belg. (Classe des Sciences) 1900, Nr. 12 p. 960—977.

3) O. F. F. Grünbaum, Secretion of saliva etc. Journ. of Physiol. 1898, vol. 22 p. 385.

Warthonschen Gang ein Druck von 135—140 cm Wasser herrscht, eine stärkere Erregung notwendig ist; und der erhaltene Speichel reicher an Salzen ist, weshalb in diesem Falle das Heidenhainsche[1][2]) Gesetz keine Gültigkeit hat, nach welchem der Speichel in dem Maſse, wie er mit gröſserer Schnelligkeit erzeugt wird, auch reicher an Salzen wird. In bezug auf den Umfang des osmotischen Druckes des Speichels infolge von Schwankungen des osmotischen Druckes des Blutes liegen die Resultate von Novi[3]) vor, der nachgewiesen hat, daſs auf Injektion von Salzen ins Blut eine an Salzen reichere Speichelsekretion folgt; auch Nolf glaubt, daſs die Schwankungen des osmotischen Druckes des Speichels zur verschiedenen molekularen Konzentration des Blutes in Beziehung stehen.

Hinsichtlich des osmotischen Druckes der Speicheldrüsen liegen nur die Untersuchungen von Bottazzi und Enriques[4]) vor, die ihn vermittelst indirekter Methode in der Speicheldrüse des Octopus bestimmt haben.

Meine Untersuchungen wurden zu dem Zwecke angestellt, einen neuen Beitrag zum Studium des osmotischen Druckes des Speichels der Unterkieferdrüse des Hundes zu liefern und besonders folgende Fragen zu beantworten:

1. Wie schwankt der osmotische Druck des Speichels mit dem Schwanken der molekularen Konzentration des Blutes? Gibt es ein Gesetz für die Art und Weise, wie er schwankt, und welches?

---

1) R. Heidenhain, Hermanns Handb. d. Physiol. 1883, Bd. 5 T. 1.

2) R. Heidenhain, Über sekretorische und trophische Drüsennerven. Pflügers Archiv 1878, Bd. 17 S. 1.

3) I. Novi, Über die Scheidekraft der Unterkieferdrüse. Arch. f. Physiol. 1888, S. 403.

Die übrige Literatur (Langley und Fletcher, Asher und Cutter etc.) s. bei H. J. Hamburger, Osmotischer Druck und Jonenlehre 1904, Bd. 2 S. 423 f.

4) Bottazzi et Enriques, Sulle proprietà osmotiche delle glandole salivari posteriori dell'Octopus macropus nel riposo e in seguito all'attività secretiva. Volume pubblicato per la festa giubilare di L. Luciani. Milano, Soc. Editr. Libr. 1900.

2. Ist es möglich, die Schwankungen der molekularen Konzentration der Drüse in Ruhe und in Tätigkeit zu erspähen?
3. Kann man annehmen, daſs auch die Speichelsekretion einen Teil der den osmotischen Druck des Blutes regulierenden Mechanismen ausmacht?
4. Welches ist der Umfang des Sekretionsprozesses in den Fällen übermäſsiger Zunahme oder Abnahme des osmotischen Druckes des Blutes?

Auf irgend welche Weise die Lösung dieser Fragen zu versuchen, erschien mir als angezeigt, sowohl um zur Erkenntnis der den osmotischen Druck regulierenden Vorgänge beizutragen, als auch um einige fundamentale Punkte bezüglich der allgemeinen Physiologie der Absonderungsvorgänge aufzuklären.

Meine Experimente führte ich stets an schweren Hunden (20—30 kg) ohne Narkose aus. Die Fistel des Warthonschen Ganges wurde immer auf derselben Seite, nämlich auf der linken, angelegt und die entsprechende chorda tympani wurde bloſsgelegt und isoliert, nachdem vorher der M. digastricus abgetrennt worden war, um das Operationsfeld zu erweitern. Die Blutproben für die physiko-chemischen Bestimmungen wurden der A. cruralis entnommen und durch die gleichnamige Vene wurde die hypertonische Lösung von Natriumchlorid (10 %) oder die hypotonische Lösung (2—4 %) injiziert. Nicht immer ging der Injektion der Natriumchloridlösung eine Blutentziehung voraus. Die Reizung der chorda tympani wurde durch faradischen Strom ausgeführt vermittelst eines Dubois-Reymondschen Schlittenapparats, der durch einen Akkumulator in Tätigkeit gesetzt worden war. Um einen möglichst normalen Speichel zu erhalten, wollte ich nicht fortwährend reizen, um eine groſse Menge Speichel zu erhalten, sondern begnügte mich damit, jedesmal 10—15'' lang zu reizen, indem ich zwischen zwei aufeinander folgenden Reizungen eine Ruhe von zwei Minuten eintreten lieſs. Die Reizung wurde so oft wiederholt, als erforderlich war, um 6 ccm Speichel zu erhalten, welche Menge mir für

die auszuführenden physiko-chemischen Bestimmungen als ausreichend erschien.

Jedes Experiment bestand aus drei Abschnitten, nämlich:

1. Entnahme der Blutprobe aus normalem Arterienblut und des normalen Speichels; 30''—40'' Ruhe;
2. endovaskuläre Injektion der hypertonischen oder hypotonischen Lösung (der eine mäfsige Blutentziehung vorausgeschickt wurde oder auch nicht); nach einer veränderlichen Pause Entnahme einer zweiten Blutprobe und einer zweiten Speichelprobe;
3. Wiederholung derselben Injektion: Entnahme einer dritten Blut- und Speichelprobe.

Zwischen der Entnahme der Blutprobe und der entsprechenden Speichelprobe verging nur die zu den Operationsarbeiten nötige Zeit.

In fast allen Fällen wurden zwei Blutproben in jedem einzelnen Abschnitt des Experimentes entnommen; 8 ccm Blut liefs ich direkt aus der Arterie herausspritzen in das Gefrierrohr, das vorher bis auf eine Temperatur abgekühlt worden war, die etwas unter 0° lag. Aufserdem wurden 20 ccm desselben Arterienblutes in einem Fläschchen mit geschmergeltem Pfropfen aufgefangen, und ich liefs sie spontan aufser Berührung mit der Luft gerinnen, um den Gefrierpunkt des Serums zu bestimmen. Dies tat ich, um die Angaben Nolfs[1]) zu befolgen, nach denen man, um den genauen Gefrierpunkt des Blutes zu erhalten, mit dieser Flüssigkeit operieren mufs, ehe die Gerinnung begonnen hat. Mir schien es, als müsse man den Gefrierpunkt des Speichels eher mit dem des Blutes in toto als mit dem des Serums vergleichen. Von dem erhaltenen Speichel wurden bestimmt der Gefrierpunkt, das elektrische Leitvermögen und zuweilen auch die Auslaufzeit bei konstanter Temperatur vermittelst des Oswaldschen Viskosimeters, um eine Vorstellung von den Schwankungen der Viskosität zu erhalten, die der Speichel eventuell erlitte. Bei zwei Experimenten wollte ich den Gang der Speichelsekretion

1) P. Nolf, Technique de la cryoscopie du sang. Archiv. de Biologie 1903, t. 20.

untersuchen; zu diesem Zwecke schaltete ich in den primären Circuit des Schlittens ein elektrisches Signal ein, um die Dauer der Reizung des N. chorda tympani zu bezeichnen, und den aus der Kanüle tropfenden Speichel liefs ich auf einen die Speicheltropfen verzeichnenden Apparat fallen.

Wenn es mir möglich war, bemühte ich mich, den osmotischen Druck der Glandula submaxillaris zu bestimmen. Zu diesem Zweck wurde die dem Tiere extrahierte Drüse sofort in ganz kleine Teilchen zerstückelt und letztere in 4—5 Probierröhren verteilt, die vorher mit destilliertem Wasser abgewaschen und im Brutofen getrocknet worden waren; sodann wurden die hermetisch durch Gummipfropfen verschlossenen Röhren 5′ lang in ein Wasserbad bei einer Temperatur von ca. 90° eingetaucht und hierauf rasch abgekühlt; endlich wurde der aus den Stücken des Organs ausgeprefste Saft (Frédericqsche Methode) gesammelt.

Es gelang mir jedoch nicht immer, wie im folgenden bemerkt werden wird, auf diese Weise eine für die kryoskopische Bestimmung ausreichende Menge Saft zu erhalten. Die normale nicht gereizte Submaxillardrüse liefert nur wenige Tropfen Saft. Gröfsere Mengen lieferte mir die gereizte Drüse nach endovaskulärer Injektion einer hypertonischen Lösung.

Die im folgenden Berichte angeführten Experimente wurden stets nach einem und demselben Plane durchgeführt, und ich könnte deshalb davon absehen, sie vollständig zu beschreiben. In Wirklichkeit unterscheiden sie sich jedoch einigermafsen durch manche besondere Umstände, weshalb ich es vorziehe, die Notizen anzuführen, die ich im Tagebuch des Laboratoriums eingetragen finde.

II. Physiko-chemische Eigenschaften des aus der Glandula submaxillaris durch Reizung des N. chorda tympani nach endovaskulärer Injektion von hypertonischen Natriumchloridlösungen erhaltenen Speichels.

1. Experiment (10. Januar 1906). — Schäferhund, grofses Tier, 30 kg Gewicht. Fistel des Warthonschen Ganges auf der linken Seite.

2 h nachmittags. Aus der A. cruralis werden die Blutproben (I) entnommen zur Bestimmung der molekularen Konzentration des Blutes in toto und der des Serums.

2 h 15′. Beginn der Reizung des N. chorda (Rollenabstand: 12 cm), wie im vorhergehenden Abschnitt bemerkt; Erlangung des normalen Speichels (I).

2 h 30′. Langsame Injektion von 300 ccm 10 proz. Natriumchloridlösung durch die V. cruralis.

2 h 50′. Entnahme der Blutproben (II).

2 h 55′. Neue Reizung der chorda tympani, um den Speichel zu erhalten (II); um aber die geringste Menge zu bekommen, die für die physikochemischen Bestimmungen erforderlich ist, mufs man fast doppelt so oft reizen, als zur Erlangung des normalen Speichels genügte, wenn die Intensität des Reizes die gleiche und der Rhythmus der Reizung derselbe ist.

3 h 15′. Endovaskuläre Injektion von 200 ccm 10 proz. Salzlösung.

3 h 30′. Entnahme der Blutproben (III).

3 h 45′. Neue Reizung der chorda tympani, ohne weder die Intensität noch den Rhythmus der Reizung zu ändern. Das Verhalten der Sekretion scheint verändert zu sein, insofern als bei jeder Reizung nur einige Speicheltropfen herauskommen und zwar nach einer langen Latenzperiode. Um die für die Untersuchungen erforderliche Menge Speichel zu erhalten, bin ich gezwungen, den Reiz zu verstärken (Rollenabstand: 10 cm): Die Sekretion nimmt zu, wenn auch nur in geringem Mafse. Nur dadurch, dafs ich allmählich die Intensität und Dauer der Reizungen steigere, gelingt es, mir 6 ccm Speichel zu verschaffen.

4 h 30′. Das Tier wird durch Verblutenlassen getötet; die extrahierten und miteinander verglichenen Submaxillardrüsen unterscheiden sich voneinander dem Volumen und dem Aussehen nach. Die der operierten Seite entsprechende Drüse, d. h. diejenige, deren Sekretionsnerv gereizt wurde, ist umfangreicher als die andere und offenbar ödematös; die in Ruhe gelassene zeigt sich absolut normal.

Die beiden Drüsen wurden sogleich in feine Stückchen zerschnitten, der Brei wurde in verschlossene Röhren getan, 5′ lang einer Temperatur von ca. 90° im Wasserbad ausgesetzt mit der Absicht, nach der Erkaltung einen Drüsensaft zu erhalten, dessen molekulare Konzentration bestimmt werden könnte.

Aus der normalen Drüse erhält man kaum 1 ccm Saft, aus der gereizten dagegen erhält man 6 ccm, d. h. eine für die kryoskopische Untersuchung genügende Menge.

Tabelle I S. 404 fafst die Resultate des Experimentes zusammen.

Bemerkungen. Die molekulare Konzentration des normalen Blutes in toto ist geringer als die des Serums, das man durch spontane Gerinnung des Blutes in geschlossenem Gefäfse erhalten hat; nach der Injektion der hypertonischen Lösung bleiben aber die Werte umgekehrt, und der Unterschied zugunsten des Blutes in toto erhält sich auch nach der zweiten Injektion von hypertonischer Lösung.

Tabelle I.

1. Experiment.

Experimentelle Bedingungen	Zeitabschn des Experim.	1 Δ des Blutes in toto	2 Δ des Serums	3 Δ des Speichels	Unterschied zwischen 1 und 3	Elektrisches Leitvermögen des Speichels
Normale . . .	I.	0°,570	0°,590	0°,410	0°,160	$K_{35°,4} = 130 \times 10^{-4}$
a) 20′ nach der Injektion von 300 ccm von 10 proz. NaCl	II.	0°,725	0°,700	0°,480	0°,245	$K_{35°,4} = 160 \times 10^{-4}$
(Intervall von 20′ zwischen a und b.)						
b) 15′ nach Injektion v. weiteren 200 ccm v. 10 proz. NaCl	III.	0°,775	0°,765	0°,480	0°,295	$K_{35°,4} = 154 \times 10^{-4}$

Der Saft der gereizten Submaxillardrüse ergibt ein $\Delta = 0°,760$.

Die molekulare Konzentration des Speichels wächst nach der ersten Injektion von hypertonischer Lösung, verändert sich aber nicht mehr nach der zweiten Injektion, weshalb die Speichel II und III identischen osmotischen Druck haben. Das elektrische Leitvermögen des Speichels wächst an von I zu II, zeigt aber eine leichte Abnahme von II zu III. Der Saft der gereizten Submaxillardrüse hat ein Δ, das dem des Blutes wenig nachsteht.

2. Experiment (24. Januar 1906). Schäferhund von einem Gewicht von 21 kg. Fistel des Warthonschen Ganges auf der linken Seite.

Automatische Aufzeichnung der Speicheltropfen.

2 h nachmittags. Der A. cruralis werden zwei Blutproben entnommen.

2 h 10′. Die chorda tympani wird gereizt und der normale Speichel (I) gesammelt. Der Verlauf der Sekretion während der einander folgenden Reizungen des Nerven wird graphisch aufgezeichnet.

2 h 45′. Durch die V. cruralis werden langsam 300 ccm hypertonischer Lösung von 10 proz. NaCl injiziert.

3 h 15′. Die Blutproben (II) werden entnommen und unmittelbar darnach beginnt die Reizung der chorda, um den Speichel (II) zu erhalten.

4 h 15′. Durch dieselbe V. cruralis werden weitere 200 ccm hypertonischer Lösung von 10 proz. NaCl injiziert und 15′ später beginnt die Reizung der chorda, um den Speichel (III) zu erhalten. Da sich aber die einander folgenden Versuche fast als unwirksam zeigen, auch dann, wenn die Intensität der Reizung enorm gesteigert wird, so lasse ich den Nerven einige Minuten in Ruhe und reize ihn dann intensiv vermittelst eines Gaiffes magneto-elektrische Apparats. Auf diese Weise gelingt es mir, den Speichel (III)

in der Menge zu erhalten, die erforderlich ist, um zu den physiko-chemischen Bestimmungen zu schreiten.

Die bei diesem Experiment erhaltenen Werte sind in Tabelle II wiedergegeben.

Tabelle II.

2. Experiment.

Experimentelle Bedingungen	Abschnitt des Experimentes	1 Δ des Blutes in toto	2 Δ des Serums	3 Δ des Speichels	Unterschied zwisch. 1 u. 3	Elektrisches Leitvermögen des Speichels	Viskosität des Speichels Auslaufzeit
Normale . . .	I.	0°,610	0°,630	0°,350	0°,260	$K_{36^\circ} = 90 \times 10^{-4}$	8' 2"
a) 30' nach Injektion von 300 ccm Lösg. v. 10 prz. NaCl (Intervall zwischen a u. b = 1 Stunde.)	II.	0°,695	0°,690	0°,430	0°,265	$K_{36^\circ} = 114 \times 10^{-4}$	5' 20"
b) 15' nach Injektion v. weiteren 200 ccm Lösg. v. 10 pr. NaCl.	III.	0°,790	0°,772	0°,505	0°,285	$K_{36^\circ} = 130 \times 10^{-4}$	10' 31"

Die gereizte Submaxillardrüse liefert einen Saft, der $\Delta = 0°,782$ hat.

Bemerkungen. Die molekulare Konzentration des Blutes in toto verhält sich der des Serums gegenüber wie beim 1. Experiment. Der osmotische Druck des Speichels wächst parallel dem des Blutes. Der Unterschied zwischen dem Δ des Blutes in toto und dem des Speichels ist fast konstant für I und II, etwas höher für III.

Während das elektrische Leitvermögen des Speichels parallel dem osmotischen Druck anwächst, nimmt die Viskosität merklich ab nach der ersten hypertonischen Injektion, nimmt aber wieder zu nach der zweiten Injektion, bis sie einen höheren Wert, als der Anfangswert war, erreicht. Auch in diesem Falle hat der Saft der gereizten Drüse ein Δ, das dem des Blutes wenig nachsteht.

3. Experiment (2. Februar 1906). Bastardhund, Gewicht 20 kg. Alles wie bei den vorausgehenden Experimenten.

2 h 55' nachmittags. Der A. cruralis werden die Blutproben (I) entnommen.

3 h. Beginn der Reizung der chorda tympani. (Rollenabstand: 12 cm) mit dem gewöhnlichen Rhythmus; nach 7—8 Reizungen habe ich soviel Speichel (I) erhalten als für die physiko-chemischen Bestimmungen genügt.

3 h 20'. Dem Tiere werden 100 ccm Blut entzogen und unmittelbar nachher 200 ccm Lösung von 10 proz. NaCl injiziert.

4 h 20'. Die Blutproben (II) werden entnommen.

4 h 30′. Ich beginne, die chorda tympani zu reizen und konstatiere auch diesesmal, daſs die ersten Reizungen unwirksam sind, und daſs nach Auftreten der Sekretion letztere äuſserst spärlich ist und nach einer langen Latenzperiode eintritt. Im ganzen genommen ist eine gröſsere Zahl von Reizungen erforderlich, um die nötige Menge Speichel zu erhalten.

5 h. Dem Tiere werden weitere 100 ccm Blut entzogen und unmittelbar darnach 175 ccm Lösung von 10 proz. NaCl injiziert.

5 h 20′. Die Blutproben (III) werden entnommen.

5 h 25′. Ich reize nochmals die chorda tympani. Nach einigen fast erfolglosen Versuchen muſs ich den Reiz verstärken, um die Sekretion hervorzurufen (Rollenabstand: 10 cm) und erhalte alsdann einigen viskösen trüben Speichel, der zu den physiko-chemischen Bestimmungen verwendet wird. (Speichel III).

Nach Tötung des Tieres und Extraktion der Submaxillardrüsen zeigen letztere dieselben charakteristischen Merkmale, wie sie beim vorhergehenden Falle beschrieben wurden; wirklich erscheint die gereizte Drüse umfangreicher (voluminöser) und augenscheinlich ödematös, während die andere normales Aussehen und normales Volumen zeigt.

Die Resultate des Experimentes sind in Tabelle III zusammengefaſst.

Tabelle III.

3. Experiment.

Experimentelle Bedingungen	Abschnitt. des Experimentes	1 Δ des Blutes in toto	2 Δ des Serums	3 Δ des Speichels	Unterschied zwisch. 1 u. 3	Elektrisches Leitvermögen des Speichels	Viskosität des Speichels Auslaufzeit
Normale . . .	I.	0°,600	0°,560	0°,430	0°,170	$K_{36^\circ} = 142 \times 10^{-4}$	14′ 54″
a) 55′ nach Injektion von 200 ccm von 10 proz. NaCl (vorausgehende Entnahme v. 100 ccm Blut) (Intervall zwischen a und b = 1 h 44′.)	II.	0°,680	0°,715	0°,505	0°,175	$K_{36^\circ} = 168 \times 10^{-4}$	35′ 53″
b) 15′ nach Injektion v. weiteren 17 ccm v. 10 prz. NaCl vorher Entnahme von 100 ccm Blut).	III.	0°,770	0°,800	0°,620	0°,150	$K_{36^\circ} = 231 \times 10^{-4}$	17′ 15″

Der Saft der gereizten Drüse hat $\Delta = 0°,775$,

Bemerkungen. Verschieden von den Experimenten I und II ist hier der osmotische Druck des Blutes in toto höher als der des Serums; aber nach Injektion der hypertonischen Lösung (nach vorausgegangener Blutentziehung) wird er geringer als der des Serums. Man bedenke, dafs bei diesem Experiment eine Blutentziehung stattgefunden hat.

Die molekulare Konzentration des Speichels schwankt der des Blutes parallel und, wie bei dem II. Experiment, der Unterschied zwischen dem Δ des Blutes in toto und dem des Speichels ist fast derselbe für (I) und (II), etwas geringer für (III). Auch hier besteht Übereinstimmung zwischen osmotischem Druck des Speichels und elektrischem Leitvermögen. Dagegen ist die Viskosität nach der ersten Injektion enorm angewachsen, hat aber nach der zweiten abgenommen, indem sie sich stets höher erhält als unter normalen Bedingungen.

Der Saft der gereizten Drüse hat ein Δ, das wenig höher ist als das des normalen Blutes.

4. Experiment (16. Februar 1906). Grofser Bastardhund. Gewicht 21 kg. Alles wie bei den vorigen Experimenten.

3 h nachmittags. Der A. cruralis werden die Blutproben (I) entnommen.

3 h 15'. Ich schreite zur Reizung der chorda tympani (Rollenabstand = 12 cm) und erhalte den normalen Speichel (I).

3 h 55'. Ich injiziere 250 ccm hypertonische Lösung von 10 proz. NaCl.

4 h 22'. Die Blutproben (II) werden entnommen.

4 h 25'. Ich reize die chorda tympani durch genau denselben Reiz und in demselben Rhythmus und erhalte den Speichel (II), der auch diesmal spärlicher ist, weshalb eine gröfsere Zahl von Reizungen erforderlich ist, um die für die physiko-chemischen Bestimmungen nötige Menge zu erhalten.

4 h 50'. 150 ccm hypertonische Lösung von 10 proz. NaCl werden injiziert.

5 h 5'. Ich reize die chorda tympani und erhalte den Speichel (III).

Tabelle IV S. 408 resümiert die Resultate des Experimentes.

Bemerkungen. Die Schwankungen des osmotischen Druckes des Blutes in toto und des Serums wie auch die des osmotischen Druckes des Speichels sind dieselben wie bei den Experimenten I und II. Auch hier ist der Unterschied zwischen dem Δ des Blutes und dem des Speichels konstant für die Abschnitte (I) und (II), kaum etwas höher für (III). Osmotischer Druck des Speichels und elektrisches Leitvermögen schwanken in demselben Sinne.

III. Physiko-chemische Eigenschaften des Speichels nach endovaskulärer Injektion einer hypotonischen Lösung von Natriumchlorid.

5. Experiment (7. März 1906). Jagdhund, Bastard von 20 kg Körpergewicht. Endovaskuläre Injektion von hypotonischer Salzlösung. Vorbe-

Tabelle IV.

4. Experiment.

Experimentelle Bedingungen	Abschnitte des Experimentes	1 Δ des Blutes in toto	2 Δ des Serums	3 Δ des Speichels	Unterschied zwischen 1 und 3	Elektrisches Leitvermögen des Speichels
Normale	I.	0°,590	0°,600	0°,410	0°,180	$K_{30^\circ,3} = 137 \times 10^{-4}$
a) 27′ nach endovaskulärer Injektion von 250 ccm 10proz. NaCl-Lös.	II.	0°,730	0°,720	0°,180	0°,180	$K_{30^\circ,3} = 172 \times 10^{-4}$
(Intervall zwischen a und b = 25′.)						
b) 15′ nach Entziehung von 150 ccm Blut und neuer Injektion einer Lösung v. 150 ccm 10proz. NaCl.	III.	0°,840	0°,830	0°,640	0°,200	$K_{30^\circ,3} = 193 \times 10^{-4}$

reitungen zur automatischen Aufzeichnung der Speichelsekretion. Präparierung des Tieres wie bei den früheren Experimenten.

2 h 50′ nachmittags. Die Blutproben (I) werden entnommen.

3 h. Ich beginne die Reizung der chorda mit dem gewöhnlichen Rhythmus und mit der gewöhnlichen Intensität und sammle den normalen Speichel (I), während der Verlauf der Sekretion graphisch aufgezeichnet wird.

4 h 10′. Injektion von 300 ccm einer Lösung von 2 ‰ NaCl.

4 h 25′. Die Blutproben (II) werden entnommen.

4 h 35′. Ich reize von neuem die chorda und erhalte den Speichel (II) sowie die entsprechende Sekretionskurve.

5 h 10′. Ich entziehe 100 ccm Blut und mache eine zweite hypotonische Injektion von 2 ‰ NaCl in der Menge von 200 ccm.

5 h 20′. Entnahme der Blutproben (III).

5 h 35′. Ich reize die chorda und sammle den Speichel (III).

Nach Beendigung des Experimentes töte ich das Tier und extrahiere die beiden Submaxillardrüsen; sie bieten dasselbe Aussehen und keine Differenz des Volumens. Weder aus der gereizten Drüse noch aus der in Ruhe gelassenen gelingt es, eine für krioskopische Bestimmungen ausreichende Menge Saft zu erhalten.

Die Resultate des Experimentes sind in Tabelle V verzeichnet.

Bemerkungen. Die molekulare Konzentration des normalen Blutes in toto zeigt sich, wie gewöhnlich, niedriger als die des Serums.

Dasselbe geschieht nach Injektion einer hypotonischen Lösung. Die molekulare Konzentration des Speichels nimmt ab parallel der des Blutes.

Tabelle V.

5. Experiment.

Experimentelle Bedingungen	Abschnitte des Experimentes	1 Δ des Blutes in toto	2 Δ des Serums	3 Δ des Speichels	Unterschied zwischen 1 und 3	Elektrisches Leitvermögen des Speichels	Viskosität des Speichels Auslaufzeit
Normale . . .	I.	0°,580	0°,605	0°,450	0°,130	$K_{36°} = 145 \times 10^{-4}$	14′ 18″
a) 15′ nach Injektion v. 300 ccm 2promill. NaCl.	II.	0°,555	0°,605	0°,400	0°,155	$K_{36°} = 147 \times 10^{-4}$	12′ 5″
(Intervall von 1 Stde. zwischen a und b.)							
b) 10′ nach Injektion v. weiteren 200 ccm 2promill. NaCl (nach vorausgegangenen Entziehung v. 100 ccm Blut).	III.	0°,550	0°,680	0°,380	0°,170	$K_{36°} = 132 \times 10^{-4}$	8′ 7″

Zwischen dem Wert des osmotischen Druckes des Blutes und dem des Speichels erhält sich der Unterschied nicht als ein konstanter; er wächst allmählich in leichtem Maſse, insofern als, während der osmotische Druck des Blutes wenig sinkt, der des Speichels im Vergleich dazu eine beträchtlichere Verminderung erfährt. Das elektrische Leitvermögen und die Viskosität des Speichels schwanken in demselben Sinne wie der osmotische Druck.

6. Experiment (19. März 1906). Alter Bastardhund von 23 kg Gewicht. Alles wie bei den anderen Experimenten. Endovenöse Injektion einer hypotonischen Lösung von 2‰ Na Cl. Rhythmische Reizung der chorda tympani.

3 h 43′ nachmittags. Entnahme der Blutproben (I).

3 h 45′. Reizung der chorda tympani (Rollenabstand = 12 cm) und Sammeln des Speichels (I).

4 h 10′. Entnahme von 200 ccm Blut aus der A. cruralis und Injektion von 200 ccm einer hypotonischen Lösung von 2‰ Na Cl durch die gleichnamige Vene.

4 h 15′. Entnahme der Blutproben (II).

4 h 20′. Ich beginne von neuem, die chorda tympani zu reizen mit derselben Intensität und mit demselben Rhythmus und erhalte den Speichel (II).

4 h 50′. Ich entnehme 150 ccm Blut und injiziere weitere 200 ccm einer Lösung von 2‰ Na Cl.

5 h 5' nach der Injektion entnehme ich die Blutproben (III).

5 h 5'. Ich reize die chorda und erhalte den Speichel (III).

In Tabelle VI sind die Ergebnisse des Experimentes verzeichnet.

Tabelle VI.

6. Experiment.

Experimentelle Bedingungen	Abschnitte des Experimentes	1 Δ des Blutes in toto	2 Δ des Serums	2 Δ des Speichels	Unterschied zwischen 1 und 3	Elektrisches Leitvermögen des Speichels
Normale	I.	0°,605	0°,615	0°,425	0°,180	$K_{30°} = 137 \times 10^{-4}$
5' nach Entziehung von 200 ccm Blut und Injektion von 200 ccm einer Lösung v. 2 prom. NaCl	II.	0°,600	0°,575	0°,420	0°,180	$K_{30°} = 111 \times 10^{-4}$
5' nach Entziehung v. weiteren 150 ccm und Injektion von 200 ccm einer Lösung v. 2 prom. NaCl	III.	0°,605	0°,570	0°,430	0°,175	$K_{30°} = 131 \times 10^{-4}$

Bemerkungen. Auch bei diesem Experiment ist die molekulare Konzentration des normalen Blutes in toto geringer als die des Serums; aber nach dem Aderlafs und der Injektion einer hypotonischen Lösung tritt im Gegenteil der Fall ein, dafs der osmotische Druck des Blutes höher ist als der des Serums. Diese Tatsache ist um so bemerkenswerter, als der osmotische Druck des Blutes trotz der wiederholten Blutentziehung und der beträchtlichen Menge der injizierten hypotonischen Lösung wenig oder gar nicht gesunken ist. Und man bemerke, dafs die Entnahme der Blutproben (II) und (III) unmittelbar nach den entsprechenden Injektionen stattgefunden hat. Der osmotische Druck des Speichels erfährt in diesem Falle, in dem die Versuche, den osmotischen Druck des Blutes in merklicher Weise zu erniedrigen, nicht gelungen sind, eine leichte Abnahme bei (II), steigt aber wieder bei (II), indem er mehr übereinstimmt mit dem osmotischen Druck des Blutes als mit dem des Serums.

Der Unterschied zwischen dem Δ des Blutes und dem des Speichels erhält sich fast konstant. Das elektrische Leitvermögen schwankt in demselben Sinne wie der osmotische Druck.

7. Experiment (24. März 1906). Bastardhund, 21 kg Gewicht. Alles wie bei den vorhergehenden Experimenten. Endovaskuläre Injektion von zuerst hypotonischer, dann hypertonischer Lösung.

1 h nachmittags. Entnahme einer Probe von Arterienblut (I) direkt in das abgekühlte Krioskop.

1 h 10'. Ich reize die chorda und erhalte den Speichel (I).

1 h 30'. Injektion von 200 ccm hypotonischer Lösung von 4 ‰ NaCl.

2 h. Ich entnehme die Blutprobe (II) und beginne unmittelbar darnach die Reizung der chorda, wobei ich den Speichel (II) erhalte.

3 h. Injektion von 200 ccm hypertonischer Lösung von 10 %, NaCl, nach vorausgegangener Entziehung von 150 ccm Blut.

3 h 20′. Ich entnehme die Blutprobe (III) und reize unmittelbar darnach die chorda; zur Erlangung einer genügenden Menge von Speichel (III) muſs ich jedoch einen intensiveren Reiz und eine gröſsere Anzahl von Reizungen einwirken lassen.

Die Resultate sind in Tabelle VII verzeichnet.

Tabelle VII.

7. Experiment.

Experimentelle Bedingungen	Abschnitte des Experimentes	1 Δ des Blutes in toto	2 Δ des Speichels	Unterschied zwischen 1 und 2
Normale	I.	0°,650	0°,380	0°,270
30′ nach Injektion von 200 ccm einer Lösung 4 promill. NaCl. (Intervall von 1 Stde.)	II.	0°,650	0°,410	0°,240
20′ nach Injektion v. 200 ccm 10 proz. NaCl (nach vorausgehender Blutentziehung v. 150 ccm)	III.	0°,750	0°,510	0°,240

Bemerkungen. Bei diesem Experiment wurde der osmotische Druck des Serums nicht bestimmt; vom Speichel wurde nur der osmotische Druck bestimmt. Die hypotonische Injektion erzielte nicht die Wirkung, den osmotischen Druck des Blutes zu modifizieren. Die molekulare Konzentration des Speichels (II) stieg merklich an. Dagegen ergab die hypertonische Injektion sofort einen sehr konzentrierten Speichel.

Der Unterschied zwischen der molekularen Konzentration des Blutes und der des Speichels ist absolut derselbe in den Abschnitten (II) und (III).

8. **Experiment** (26. März 1906). Bastardhündin, Gewicht 21 kg, präpariert wie bei den früheren Experimenten. Endovenöse Injektion einer hypotonischen Lösung von NaCl.

2 h 40′ nachmittags. Entnahme der Blutproben (I).

2 h 50′. Ich beginne mit Reizung der chorda und erhalte den Speichel (I).

3 h 30′. Entziehung von 100 ccm Blut und Injektion von weiteren 200 ccm einer hypotonischen Lösung von 4 ‰ NaCl.

3 h 25′. Dritte Reizung der chorda tympani und Sammeln des Speichels (III).

Tabelle VIII.

8. Experiment.

Experimentelle Bedingungen	Abschnitte des Experimentes	1 Δ des Blutes in toto	2 Δ des Serums	3 Δ des Speichels	Unterschied zwisch. 1 u. 3	Elektrisches Leitvermögen des Speichels	Viskosität des Speichels Auslaufzeit
Normale . . .	I.	0°,610	0°,630	0°,475	0°,135	$K_{36^0} = 131 \times 10^{-4}$	16′ 41″
40′ nach Entziehung von 150 ccm Blut und Injektion von 300 ccm 4 promill. NaCl-Lösung.	II.	0°,615	0°,640	0°,550	0°,065	$K_{36^0} = 180 \times 10^{-4}$	8′ 58″
25′ nach Entziehung von 150 ccm Blut und Injektion von weiteren 200 ccm 4 promill. NaCl-Lösung.	III.	0°,605	0°,620	0°,500	0°,105	$K_{36^0} = 140 \times 10^{-4}$	12′ 59″

Bemerkungen. Der osmotische Druck des Blutes in toto stellte sich als geringer heraus als der des Serums, in vollkommener Übereinstimmung mit dem, was bei den anderen Experimenten gefunden wurde.

Der Unterschied zugunsten des Serums erhielt sich auch nach den Injektionen von hypotonischer Lösung. Auch hier erweisen sich die Versuche, den osmotischen Druck des Blutes zu erniedrigen, als wenig wirksam. Die molekulare Konzentration des Speichels wuchs fortwährend, anstatt abzunehmen, namentlich im Abschnitt (II). Der Unterschied zwischen dem Δ des Blutes und dem des Speichels erfährt eine bemerkenswerte Abnahme. Dies ist ein Fall, in dem die Injektion einer hypotonischen Lösung ohne Wirkung war nicht nur auf den osmotischen Druck des Blutes, der sich vielmehr ebenfalls im Abschnitt (II) erhöhte, sondern in gleicher Weise ohne Wirkung auf den osmotischen Druck des Speichels, der viel höher ist als unter normalen Bedingungen. Dem entsprechend schwankt das elektrische Leitvermögen. Endlich nimmt die Viskosität beträchtlich ab im Abschnitt (II) und zeigt im Abschnitt (III) von neuem die Tendenz, zum ursprünglichen Werte zurückzukehren.

IV. Zusammenstellung der erhaltenen Resultate.

1. Betrachtungen in bezug auf den osmotischen Druck des Blutes.

Tabelle IX, die aus den von den einzelnen Experimenten gelieferten Angaben zusammengestellt ist, gibt in zusammenfassender Weise die Resultate an, die sich auf den osmotischen Druck des arteriellen Blutes in toto beziehen, verglichen mit

dem des Serums, und zwar sowohl unter normalen Bedingungen als nach endovaskulären Injektionen hypertonischer oder hypotonischer Lösungen, mag nun vorher eine Blutentziehung stattgefunden haben oder nicht.

Tabelle IX.

Fortlaufende Nummer der Experimente		Experimentelle Bedingungen	Gewicht des Tieres	Δ des im abgekühlten Gefrierrohre gesammelten Arterienblutes	Δ des aus dem Koagulum ausgedrückten Serums
1. Experim.	I.	Normale	30 kg	0°,570	0°,590
	II.	20' nach Injektion v. 300 ccm 10 proz. NaCl-Lösung . .	—	0°,725	0°,700
	III.	15' nach Injektion v. weiter. 200 ccm 10 proz. NaCl . .	—	0°,775	0°,765
2. Experim.	I.	Normale	21 kg	0°,610	0°,630
	II.	30' nach Injektion v. 300 ccm 10 proz. NaCl-Lösung . .	—	0°,695	0°,690
	III.	15' nach Injektion v. weiter. 200 ccm 10 proz. NaCl . .	—	0°,790	0°,772
3. Experim.	I.	Normale	20 kg	0°,600	0°,560
	II.	55' n. Entziehung von 100 ccm Blut und Injektion von 100 ccm 10 pr. NaCl	—	0°,680	0°,715
	III.	15' n. Entziehung von 100 ccm Blut u. neuer Injektion v. 175 ccm 10 proz. NaCl	—	0°,770	0°,800
4. Experim.	I.	Normale	21 kg	0°,590	0°,600
	II.	27' nach Injektion v. 250 ccm 10 proz. NaCl	—	0°,730	0°,720
	III.	15' n. Entziehung von 150 ccm Blut und Injektion von 150 ccm 10 pr. NaCl	—	0°,840	0°,830
5. Experim.	I.	Normale	20 kg	0°,580	0°,605
	II.	15' nach Injektion v. 300 ccm 2 prom. NaCl	—	0°,555	0°,605
	III.	10' n. Entziehung von 100 ccm Blut und Injektion von 200 ccm 2 prom. NaCl	—	0°,550	0°,680

Fortlaufende Nummer der Experimente	Experimentelle Bedingungen	Gewicht des Tieres	Δ des im abgekühlten Gefrierrohre gesammelten Arterienblutes	Δ des aus dem Koagulum ausgedrückten Serums
6. Experim. I.	Normale	23 kg	0°,605	0°,615
II.	5′ nach Entziehung von 200 ccm Blut und Injektion von 200 ccm 2 prom. NaCl	—	0°,600	0°,575
III.	5′ nach Entziehung von weit. 150 ccm Blut u. Injektion v. 200 ccm 2 prom. NaCl	—	0°,605	0°,570
8. Experim. I.	Normale	21 kg	0°,610	0°,630
II.	40′ n. Entziehung von 150 ccm Blut und Injektion von 300 ccm 4 prom. NaCl	—	0°,615	0°,640
III.	25′ n. Entziehung von weit. 150 ccm Blut u. Injektion weiterer 200 ccm 4 prom. NaCl . .	—	0°,605	0°,620

Unterschied zwischen dem osmotischen Druck des Arterienblutes in toto und dem des Serums; normale Bedingungen:

Tabelle X.

Fortlaufende Nummer	1 Δ des im abgekühlten Rohre aufgefangenen Arterienblutes	2 Δ des Serums	Unterschied zwischen 2 und 1
Experiment I	0°,570	0°,590	— 0°,020
» II	0°,610	0°,630	— 0°,020
» III	0°,600	0°,560	+ 0°,040
» IV	0°,590	0°,600	— 0°,010
» V	0°,580	0°,605	— 0°,025
» VI	0°,605	0°,615	— 0°,010
» VIII	0°,610	0°,630	— 0°,020

Unterschied zwischen dem osmotischen Druck des Arterienblutes und dem des Serums aus spontaner Gerinnung in geschlossenem Gefäſs infolge

endovaskulärer Injektionen von hypertonischen und hypotonischen Lösungen, mit oder ohne vorausgehende Blutentziehung:

Tabelle XI.

Fortlaufende Nummer	Experimentelle Bedingungen	1 Δ des im abgekühlten Rohr aufgefangenen Blutes	2 Δ des Serums	Unterschied zwischen 1 und 2
Experim. I a)	Hyperton. Lösung	0°,725	0°,700	+ 0°,025
b)	» »	0°,775	0°,765	+ 0°,010
» II a)	Hyperton. Lösung	0°,695	0°,690	+ 0°,005
b)	» »	0°,790	0°,772	+ 0°,018
» III a)	Blutentziehung u. hypert. Lösung	0°,680	0°,715	— 0°,035
b)	do.	0°,770	0°,800	— 0°,030
» IV a)	Hyperton. Lösung	0°,730	0°,720	+ 0°,010
b)	Blutentziehung u. hypert. Lösung	0°,840	0°,830	+ 0°,010
» V a)	Hyperton. Lösung	0°,555	0°,605	— 0°,050
b)	Blutentziehung u. hypert. Lösung	0°,550	0°,680	— 0°,130
» VI a)	Blutentziehung u. hypert. Lösung	0°,600	0°,575	+ 0°,025
b)	do.	0°,605	0°,570	+ 0°,035
» VII a)	Blutentziehung u. hypert. Lösung	0°,615	0°,640	— 0°,025
b)	do.	0°,605	0°,620	— 0°,015

NB. Die Bedingungen a und b bezeichnen aufeinanderfolgende Operationen bei demselben Tier.

Aus Tabelle IX habe ich der gröfseren Deutlichkeit wegen die beiden anderen Tabellen X und XI zusammengestellt, von denen die eine die unter normalen Bedingungen erhaltenen Angaben enthält, die andere die Resultate, die ich erhielt, nachdem ich in einem oder dem anderen Sinne Veränderungen im osmotischen Druck des zirkulierenden Blutes herbeigeführt hatte.

Tabelle X zeigt auf den ersten Blick, dafs unter sieben Bestimmungen sechsmal das Δ des direkt aus der Arterie im Ge-

frierrohre aufgefangenen Blutes sich als geringer herausgestellt hat als das △ des Serums mit einem durchschnittlichen Unterschied von $0^{0},02$ zwischen den beiden Werten.

Die von mir erhaltenen Resultate stimmen mit denen von P. Nolf[1]) überein, obwohl die von mir gefundenen Zahlen absolut höher sind als diejenigen, welche man allgemein für den osmotischen Druck des Blutes annimmt. Auf jeden Fall nimmt die Verschiedenheit der absoluten Werte nichts von der Tatsache fort, dafs der osmotische Druck des Serums höher ist als der des Blutes. Nach Nolf, der vergleichende Untersuchungen angestellt hat über den osmotischen Druck des direkt in abgekühlter Röhre aufgefangenen Blutes, über den osmotischen Druck des aus dem Koagulum ausgedrückten Serums in geschlossenem Gefäfse und über den osmotischen Druck des an der freien Luft defibrinierten Blutes, stammten die vom Serum gelieferten höheren Werte her von dem starken Partialdruck, welchen die Kohlensäure während der Gerinnung des Blutes erreicht und von der Permeabilität der globulären Wand für die elektro-negativen Ionen Cl^- und $CO^{=}_3$.

Da sich Kohlensäure während der Blutgerinnung entwickelt und nicht ausscheiden kann (wegen des geschlossenen Gefäfses), so bilden sich Karbonate auf Kosten der Phosphate und Albuminate und zwar mehr innerhalb der roten Blutkörperchen als aufserhalb derselben. Da in die Blutkörperchen zwei Ionen Cl^- für jeden Ion $CO^{=}_3$, der ausscheidet, eindringen und im Innern der Blutkörperchen der osmotische Druck im Verhältnis zunimmt, so geht demzufolge Wasser aus dem Serum in die Blutkörperchen über, und das Serum bleibt deshalb mehr konzentriert. Ein einziges Mal war der osmotische Druck des Blutes in toto höher als der des Serums. Dieser Fall läfst eine deutliche Erklärung nicht zu, und es kann sein, dafs er einem Versehen in der Technik zuzuschreiben ist. Übrigens ist auch in einer der Tabellen Nolfs ausnahmsweise ein einzelnes Resultat verzeichnet, das im Widerspruch zu den übrigen steht.

1) P. Nolf, Technique de la cryoscopie du sang. Arch. de Biol. 1903, T. XX.

Nach der endovaskulären Injektion einer stark hypertonischen 10proz. NaCl-Lösung (Tabelle XI) bemerkt man dagegen, daſs der osmotische Druck des Arterienblutes gröſser ist als der des aus dem Koagulum ausgeschiedenen Serums; der Grund ist leicht verständlich. Die Injektion der hypertonischen Lösung erhöht sogar den ganzen osmotischen Druck der extraglobulären Flüssigkeit. Bestimmt man den Gefrierpunkt des gesamten Blutes wenige Minuten nach Vornahme der Injektion, so begreift man, daſs der Wert für △ als sehr groſs gefunden werden muſs. Läſst man dagegen dasselbe Blut spontan koagulieren, so ist Zeit für das Serum vorhanden, den Blutkörperchen Wasser zu entziehen, d. h. sich zu verdünnen auf Kosten des Wassers der Blutkörperchen, weshalb es dann weniger konzentriert erscheint als das ganze Blut. Natürlich tritt die von Nolf erwähnte Erscheinung auch unter diesen Bedingungen ein, aber die Zahlenergebnisse der kryoskopischen Bestimmungen weisen nach, daſs die Verdünnung, die das Serum durch Entziehung von Wasser aus den Blutkörperchen erfährt, gröſser ist als die Konzentration, der es gleichzeitig entgegengeht infolge des Eindringens von Cl^--Ionen in die Blutkörperchen, so daſs sich daraus eine geringere osmotische Konzentration des Serums im Vergleich zum gesamten Blute ergibt.

Das Gegenteil geschieht infolge von Injektion hypotonischer Lösungen.

In Tabelle XI S. 415 finden sich auch zwei Fälle, die mit den übrigen nicht übereinstimmen, und zwar sind es Fall III (Injektion von hypertonischer Lösung) und Fall VI (Injektion von hypotonischer Lösung), die eine deutliche Erklärung nicht zulassen.

2. Betrachtungen über den osmotischen Druck des Speichels.

Bei meinen Experimenten war der osmotische Druck des Speichels, in völliger Übereinstimmung mit allen anderen Forschern, stets geringer als der des Blutes (oder des Serums).

Osmotischer Druck des Speichels im Vergleich zum osmotischen Druck des Blutes in toto:

Tabelle XII.

Fortlaufende Nummer der Experimente	Abschnitte des Experimentes	1 Δ des Blutes in toto	2 Δ des Speichels	Unterschied zwischen 1 und 2
Experim. I	I. normal . . .	0°,570	0°,410	0°,160
	II. hypert. Injekt.	0°,725	0°,480	0°,245
	III. » »	0°,775	0°,490	0°,295
» II	I. normal . . .	0°,610	0°,350	0°,260
	II. hypert. Injekt.	0°,695	0°,430	0°,265
	III. » »	0°,790	0°,505	0°,285
» III	I. normal . . .	0°,600	0°,430	0°,170
	II. hypert. Injekt.	0°,680	0°,505	0°,175
	III. » »	0°,770	0°,620	0°,150
» IV	I. normal . . .	0°,590	0°,410	0°,180
	II. hypert. Injekt.	0°,730	0°,550	0°,180
	III. » »	0°,840	0°,640	0°,200
» V	I. normal . . .	0°,580	0°,450	0°,130
	II. hypot. Injekt.	0°,555	0°,400	0°,155
	III. » »	0°,550	0°,380	0°,170
» VI	I. normal . . .	0°,605	0°,425	0°,180
	II. hypot. Injekt.	0°,600	0°,420	0°,180
	III. » »	0°,605	0°,430	0°,175
» VII	I. normal . . .	0°,650	0°,380	0°,270
	II. hypot. Injekt.	0°,650	0°,410	0°,240
	III. hypert. »	0°,750	0°,510	0°,240
	I. normal . . .	0°,610	0°,475	0°,135
	II. hypot. Injekt.	0°,615	0°,550	0°,065
	III. » »	0°,605	0°,500	0°,105

Es ergibt sich indessen, dafs die normalen Werte für das △ des Speichels erheblich höher sind als die von Nolf gefundenen, dem zufolge das △ des tympanischen Submaxillarspeichels zwischen den äufsersten Grenzen 0°,193 und 0°,396 enthalten ist. In der Tat fand ich als niedrigsten Wert 0°,350 und als höchsten Wert 0°,475; ja bei meinen acht Bestimmungen war in 6 Fällen das △

des Speichels höher als 0°,400. Diese Tatsache läfst sich zum geringsten Teile dem höheren osmotischen Druck des Arterienblutes zur Last legen, den ich bei den dem Experiment unterworfenen Hunden fand, sondern mufs gröfstenteils der speziellen Beschaffenheit der Reizung der chorda tympani zugeschrieben werden. Wie auf Seite 400 gesagt wurde, reizte ich bei allen meinen Experimenten die chorda durch einen Induktionsstrom von mittlerer Intensität und durch rhythmische Reizungen von einer Dauer von 10″—15″ in ziemlich langen Intervallen (2′), so dafs ich dem Nerven und den Sekretionszellen eine angemessene Ruhepause gönnte. Aufserdem wurde mit den Reizungen innegehalten, sobald die Menge des Speichels 6 ccm erreichte, d. h. so viel als für die physiko-chemischen Bestimmungen nötig war. Nolf dagegen reizte fortwährend die chorda, bis er 15 ccm Speichel erhielt, und weil der Speichelflufs anfangs sehr schnell war, aber bald abnahm, so war er gezwungen, die Intensität der Reizung stufenweise zu erhöhen. Eine solche Art der Reizung erschien mir nicht empfehlenswert, weil man in physiologischer Hinsicht annehmen mufs, dafs der Nervenapparat der submaxillaren Speichelsekretion auf intermittierende Weise und durch Reize von kurzer Dauer erregt wird. Geht man anders vor, so ist der Verdacht gerechtfertigt, dafs Ermüdungserscheinungen der Sekretionszellen eintreten, und dafs die erhaltene Sekretion nicht als normal zu betrachten ist.

Ein weiterer Unterschied der Technik zwischen meinen Experimenten und denen Nolfs besteht darin, dafs ich an nicht narkotisierten Hunden operierte, während Nolf die Tiere chloroformierte, die ihm den Speichel lieferten; wir wissen aber nicht, welche Wirkung Chloroform auf die Speichelsekretion ausübt.

Die endovaskuläre Injektion hypertonischer NaCl-Lösung ruft eine Erhöhung des osmotischen Druckes des tympanischen Speichels hervor, eine Erscheinung, die schon von Novi[1]) angeführt wurde. Wie man weiterhin sehen wird, bestätigen die

1) Novi, a. a. O.

durch Bestimmungen des elektrischen Leitvermögens des Speichels gelieferten Angaben in ähnlichen Fällen die Zunahme der Elektrolyten, weshalb man sagen kann: je mehr das Blut gesalzen ist, desto mehr ist der Speichel gesalzen.

Das Gegenteil zeigt sich, wenn der Gehalt des Blutes an Salzen abnimmt; deshalb kann man sagen: einem an Wasser reicheren Blute entspricht im allgemeinen ein an Wasser reicherer Speichel. Wenn es jedoch durch endovaskuläre Injektion einer hypotonischen Lösung nicht gelingt, den osmotischen Druck des Blutes zu erniedrigen (Exp. VII, Abschnitt II) oder letzterer wächst (Exp. VIII, Abschnitt II), so erhält man im Gegenteil einen Speichel von hohem osmotischen Druck. In diesen Fällen ist es augenscheinlich, dafs die verschiedenen Gewebe dem Blute Wasser entzogen und Salze zugeführt haben, so dafs sie der hypotonischen Injektion jede Wirksamkeit genommen haben. In den Kapillaren der Drüse zirkulierte mithin ein Blut von höherer molekularer Konzentration, und der Speichel kam gleichfalls konzentrierter heraus.

Aber das Schwanken, Steigen oder Sinken des osmotischen Druckes des Speichels sind nicht ohne Gesetz. Aus meinen Experimenten ergibt sich, dafs der Unterschied zwischen dem Δ des Blutes und dem des Speichels eine deutliche Tendenz hat, konstant zu bleiben. In einigen Fällen zeigte sich eine überraschende Identität der Zahlen: so z. B. finden wir bei Experiment IV und VI als Unterschied 0^{0},180 bei den Abschnitten (I) und (II); bei Experiment VII beträgt der Unterschied 240 bei den Abschnitten (II) und (III). In anderen Fällen schwankte die Differenz um sehr wenig wie bei den Abschnitten (I) und (II) des Exp. II (0^{0},260 und 0^{0},265), sowie bei den Abschnitten (I) und (II) des Exp. IV (0^{0},170 und 0^{0},175), (II) und (III) des Exp. VI (0^{0},180 und 0^{0},175).

Sodann fällt die Tatsache auf, dafs die Beständigkeit des Unterschiedes zwischen dem osmotischen Druck des Speichels und dem des Blutes namentlich dann gestört wird, wenn der Versuch, den osmotischen Druck des Blutes zu erhöhen oder zu erniedrigen, heftiger war, folglich regelmäfsig nach der zweiten

hypertonischen oder hypotonischen endovaskulären Injektion [im Abschnitt (II)]. Dies geschah bei den Experimenten II, III, IV und VI. Durch hypertonische endovaskuläre Injektionen erhielt ich fast immer im Abschnitt (III) eine Erhöhung des Unterschiedes zwischen △ des Blutes und △ des Speichels; das heifst so viel als: der Salzgehalt des Speichels wuchs nicht im Verhältnis zu dem des Blutes. Durch endovaskuläre Injektionen von hypotonischen Lösungen, wenn sie wirksam waren, d. h. wenn es gelang, durch sie den osmotischen Druck des Blutes herabzusetzen, wie bei Exp. V, wurde der Speichel sogleich sehr wässerig und zwar nicht im Verhältnis zum verminderten osmotischen Druck des Blutes.

Bedenkt man indessen, dafs die künstlich hervorgerufenen Schwankungen der molekularen Konzentration des Blutes fast stets übermäfsig grofs sind im Vergleich zu den normalen, und dafs sie schnell durch die regulierenden physiologischen Mechanismen korrigiert werden; überlegt man anderseits, dafs künstliche Reizungen des sekretorischen Nerven auf keine Weise mit den normalen entsprechenden Reizen verglichen werden können, so wird die Schlufsfolgerung nicht als übertrieben erscheinen, dafs durch leichte Veränderungen im osmotischen Druck des Blutes, wie sie im normalen Leben vorkommen, der unter dem Einflufs des sekretorischen Nerven erhaltene Submaxillarisspeichel eine molekulare Konzentration zeigt, die sich von der des Blutes um eine konstante Menge unterscheidet. (Unterschied zwischen △ des Blutes und dem des Speichels im Mittel = $0^0,170$—$0^0,180$).

Die osmotische Arbeit der Sekretionsdrüsen des Speichels ist beträchtlich, weil sie aus einer mehr konzentrierten Flüssigkeit eine weniger konzentrierte Flüssigkeit erzeugen müssen. Nun hat diese osmotische Arbeit die Tendenz, konstant zu bleiben.

8. Betrachtungen über das elektrische Leitvermögen und die Viskosität des Speichels.

Dieser Teil der Resultate ist in Tabelle XIII zusammengefafst.

Osmotischer Druck, elektrisches Leitvermögen und Viskosität des tympanischen Submaxillarspeichels:

Tabelle XIII.

Fortlaufende Nummer	Abschnitte des Experimentes	Δ des Speichels	Elektrisches Leitvermögen	Viskosität (Auslaufzeit)
Exp. I	I. normal . . .	0°,410	$K_{35^\circ,4} = 130 \times 10^{-4}$	10′ 3″
	II. hypert. Injekt.	0°,480	$K_{35^\circ,4} = 160 \times 10^{-4}$	7′ 8″
	III. » »	0°,480	$K_{35^\circ,4} = 154 \times 10^{-4}$	11′ 9″
» II	I. normal . . .	0°,350	$K_{36^\circ} = 90 \times 10^{-4}$	8′ 2″
	II. hypert. Injekt.	0°,480	$K_{36^\circ} = 114 \times 10^{-4}$	5′ 20″
	III. » »	0°,505	$K_{36^\circ} = 130 \times 10^{-4}$	10′ 31″
» III	I. normal . . .	0°,430	$K_{36^\circ} = 143 \times 10^{-4}$	—
	II. hypert. Injekt.	0°,505	$K_{36^\circ} = 168 \times 10^{-4}$	—
	III. » »	0°,620	$K_{36^\circ} = 231 \times 10^{-4}$	—
» IV	I. normal . . .	0°,410	$K_{30^\circ,3} = 137 \times 10^{-4}$	—
	II hypert. Injekt.	0°,550	$K_{30^\circ,3} = 172 \times 10^{-4}$	—
	III. » »	0°,640	$K_{30^\circ,3} = 193 \times 10^{-4}$	—
» V	I. normal . . .	0°,450	$K_{36^\circ} = 145 \times 10^{-4}$	14′ 18″
	II. hypot. Injekt.	0°,400	$K_{36^\circ} = 147 \times 10^{-4}$	12′ 5″
	III. » »	0°,380	$K_{36^\circ} = 132 \times 10^{-4}$	8′ 7″
» VI	I. normal . . .	0°,425	$K_{30^\circ,5} = 137 \times 10^{-4}$	—
	II. hypot. Injekt.	0°,420	$K_{30^\circ,5} = 111 \times 10^{-4}$	—
	III. » »	0°,430	$K_{30^\circ,5} = 131 \times 10^{-4}$	—
» VII	I. normal . . .	0°,380	—	—
	II. hypot. Injekt.	0°,410	—	—
	III. » »	0°,510	—	—
» VIII	I. normal . . .	0°,475	$K_{36^\circ} = 131 \times 10^{-4}$	16′ 41″
	II. hypot. Injekt.	0°,550	$K_{36^\circ} = 180 \times 10^{-4}$	8′ 58″
	III. » »	0°,500	$K_{36^\circ} = 140 \times 10^{-4}$	12′ 59″

Aus dieser Tabelle geht deutlich hervor, dafs durch hypertonische endovaskuläre Injektionen das elektrische Leitvermögen des Speichels parallel dem osmotischen Druck desselben anwächst. Dies bestätigt, dafs die Erhöhung der molekularen Konzentration des Speichels gerade der Ausscheidung von Elektrolyten oder Natriumchlorid zuzuschreiben ist. Nach hypotonischen Injektionen war nicht immer in dem nach der Injektion gesam-

melten Speichel eine Verminderung des dem verminderten osmotischen Druck entsprechenden Leitvermögens wahrzunehmen. Experiment V ist von diesem Gesichtspunkte aus sehr lehrreich. Auf die erste hypotonische Injektion folgte die Absonderung eines Speichels, der weniger konzentriert war, aber gröfseres Leitvermögen besafs und mithin reicher an Elektrolyten war, so dafs die Verminderung des osmotischen Druckes nicht einer Verminderung der elektrolytischen Substanzen zur Last gelegt werden kann. Es ist sehr wahrscheinlich, dafs in diesem Falle wegen der sehr kurzen Zeit, die zwischen der hypotonischen Injektion und dem Sammeln des Speichels (nur 15') vergangen war, die Drüsen keine Zeit hatten, dem verdünnter gewordenen Blute die überschüssigen Salze, die sie enthielten, zu überlassen, und dafs nach Dazwischentreten der absondernden Funktion der in höherem Grade wässerige Strom, von dem sie durchzogen wurden, diese Salze extrahierte, indem er gewissermafsen die Zellen wusch.

Und in der Tat folgte auf die zweite hypotonische Injektion eine Speichelsekretion, die weniger konzentriert war und ein geringeres Leitvermögen besafs.

Die auf die Viskosität sich beziehenden Resultate zeigen, dafs diese nach Injektion einer hypertonischen Lösung beträchtlich abnimmt; aber nach der zweiten hypertonischen Injektion steigt sie von neuem auf eine gröfsere Höhe als die normale. Dieses Steigen der Viskosität entspricht nicht immer einem Steigen des osmotischen Druckes und des elektrischen Leitvermögens (Abschnitt III von Experiment I). Das Verhalten der Viskosität des Submaxillarspeichels unter den Bedingungen, unter denen das Experiment durchgeführt wurde, könnte auf die Wirkung zurückgeführt werden, welche die in wachsender Menge zu der kolloidalen Flüssigkeit (dem Blutplasma) hinzutretenden Elektrolyten ausüben. In der Tat verringern die Elektrolyten, in mäfsiger Menge hinzugefügt, die Viskosität einiger kolloidalen Lösungen (G. Fano und G. Rossi[1]); treten sie aber in gröfserer Menge

1) G. Fano u. G. Rossi, Sulla viscosità del siero di sangue solo o mescolato con varie sostanze. Arch. di Fisiol. 1904, I, p. 192.

hinzu, so ist ein Augenblick vorhanden (Bottazzi)[1]), in dem die Viskosität unerwartet zunimmt, indem sie die nahe bevorstehende Fällung des Kolloids vorher ankündigt. Die Tatsache könnte auch auf quantitative Schwankungen der Eiweifsstoffe des Speichels zurückgeführt werden: auf Verminderung derselben sofort nach der ersten hypertonischen Injektion; auf Vermehrung, nach der zweiten Injektion, eventuell infolge der intensiveren Reizungen, die man anwenden mufste, um die Sekretion zu erhalten.

Durch endovaskuläre hypotonische Injektionen nimmt die Viskosität regelmäfsig ab (Exp. V). Bei Experiment VIII bemerkt man eine plötzliche Abnahme im Abschnitt (II), in dem jedoch der erhaltene Speichel einen hohen osmotischen Druck und ein grofses Leitvermögen zeigte, wie nach Injektion einer hypertonischen Lösung.

V. Verlauf der Speichelsekretion nach endovaskulären Injektionen von hypertonischen und hypotonischen Lösungen.

Bei diesen Untersuchungen war es meine Absicht, die Menge des bei einer jeden Reizung der Chorda erhaltenen Speichels, die Dauer der Latenzperiode sowie die zur Hervorrufung der Sekretion nötige Intensität der Reizung zu bestimmen. Die in den Warthonschen Gang eingeführte Kanüle wurde so angebracht, dafs sie die Speicheltropfen in einen automatisch verzeichnenden sehr einfach konstruierten Tropfenzähler fallen liefs. Eine sehr leichte Glasflasche wird an einem Mareyschen »tambour récepteur« aufgehängt, die in Verbindung gesetzt ist mit einem Mareyschen »tambour à levier«, so dafs der Fall eines jeden Tropfens eine Schwingung des Hebels bewirkt. Im ersten Circuit des Schlittens ist ein elektrisches Signal eingeschaltet, das den Beginn und die Dauer der Reizung aufzeichnet. Die Untersuchung wurde einmal durchgeführt bei einem Hunde, dem die hypertonische Lösung injiziert worden war, ein anderes Mal bei einem Hunde, dem die hypotonische Lösung injiziert worden war, insbesondere bei den Experimenten II und V. In jedem

1) Fil. Bottazzi, Principii di Fisiol. vol. I p. 354. Milano 1906.

der Fälle wurde die graphische Aufzeichnung der Speicheltropfen in den drei Abschnitten des Experimentes so erhalten, dafs das Verhalten der Sekretion unter normalen Bedingungen und nach endovaskulärer Injektion der hypertonischen oder hypotonischen Lösung deutlich nachgewiesen wurde.

Die Kurve der Figur 1, an der man das Ergebnis von 4 aufeinander folgenden Reizungen sieht, zeigt bei Experiment II,

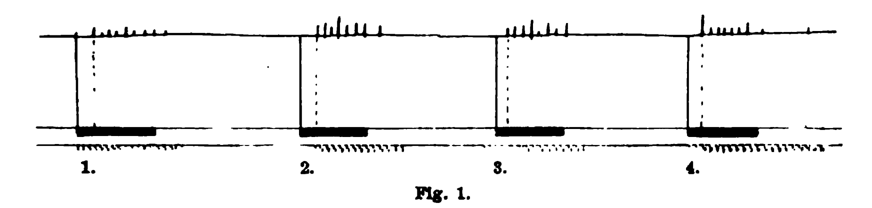


Fig. 1.

welches der Verlauf der Sekretion unter normalen Bedingungen war. Die Zeit der Latenz schwankte um 2''—3'' herum (die Zeitkurve zeigt die Sekunden), und die Zahl der Speicheltropfen betrug 8—9 für jede Reizung. Auf identische Reize folgten also identische sekretorische Wirkungen und dies beweist, dafs die zur Reizung der Drüse angewandte Technik eine sehr angemessene war und von der Art, dafs sie keine Ermüdungserscheinungen im Gefolge hatte. Die Kurve der Figur 2 wurde erhalten nach

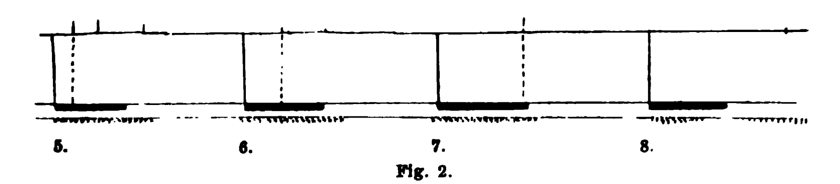


Fig. 2.

Injektion der hypertonischen Lösung, während der Speichel (II) gesammelt wurde. Die Chorda tympani wurde gereizt durch faradischen Strom (Rollenabstand: 10 cm). Die Ziffern 5—8 bezeichnen 4 aufeinander folgende Reizungen.

Bei Nr. 5 dauert die Latenzperiode mehr als 3'' und die Zahl der Speicheltropfen ist vier. Bei 6, 7 und 8 dehnt sich die Latenzperiode ungeheuer weit hinaus, indem sie nacheinander 7'', 14'' und 23'' dauert und die Zahl der Speicheltropfen nicht

mehr als 2 oder 1 ist. Der einzige bei 8 erhaltene Speicheltropfen erscheint äufserst verzögert.

Wird aber der Reiz verstärkt (Rollenabstand = 9 cm), so sezerniert die Drüse wieder und liefert 10 Speicheltropfen (Reizung 9 der Kurve von Figur 3), und die Latenzperiode sinkt auf ca. 2'' wie unter normalen Bedingungen. Freilich steigt aber bei den folgenden Reizungen 10 und 11 die Latenz allmählich von neuem; später steht die Sekretion still.

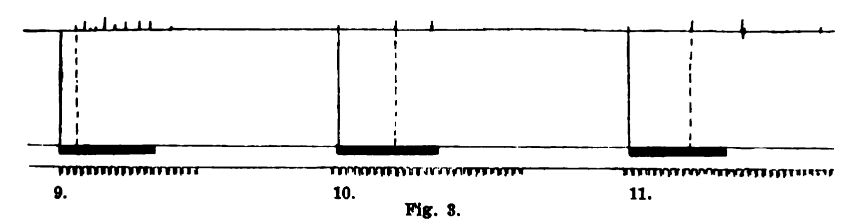


Fig. 3.

Man kann also die Schlufsfolgerung ziehen, dafs infolge endovaskulärer hypertonischer Injektionen die sekretorische Wirkung der Reizung der Chorda tympani;

1. erscheint nach einer Latenzperiode, die gröfser ist als unter normalen Bedingungen, und stufenweise wächst durch aufeinanderfolgende Reizungen, bis sie die Dauer der Reizung und zwar bedeutend übertrifft;
2. dafs die Menge des von der Drüse durch eben denselben Reiz gelieferten Speichels viel geringer ist als unter normalen Bedingungen und infolge aufeinanderfolgenden Reizungen sehr schnell abnimmt, bis sie vollständig stillsteht;
3. dafs bei Steigerung der Intensität des Reizes die Sekretion wieder erscheint, aber bei den folgenden Reizungen das Verhalten der Sekretion in bezug auf Menge des Sekrets und Dauer der Latenzperiode die bei 1. und 2. verzeichneten Merkmale zeigt.

Anders verhält sich die Sekretion nach endovaskulärer Injektion von hypotonischer Lösung. Ich gebe die Resultate des Experimentes V wieder, bei dem sich Erniedrigung des osmo-

tischen Druckes des Blutes zeigte. Die Kurve der Figur 4 gibt den Verlauf der Sekretion unter normalen Bedingungen an während dreier aufeinander folgender Reizungen der Chorda. Die Drüse lieferte nacheinander im Durchschnitt 14 Tropfen Speichel, und die Latenzperiode erhielt sich nicht anders als bei dem vorhergehenden Experiment, fast unverändert: zwischen 2'', 5 und 3''.

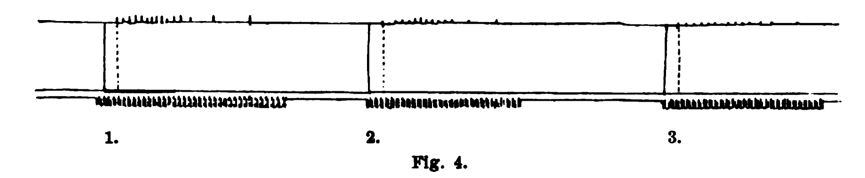


Fig. 4.

Die Kurve der Figur 5 wurde erhalten, während der Speichel (III) gesammelt wurde, d. h. als der osmotische Druck des Blutes so ziemlich nachgelassen hatte. Die einer jeden Reizung entsprechende Zahl der Speicheltropfen war 15, die Latenzperiode schwankte zwischen einem Minimum von 3'', 5 und einem Maximum von 6'' (Reizung 4). Bei der Reizung, bei der die gröfste Menge Sekret erhalten wurde (17 Tropfen), wurde auch die geringste Dauer der Latenzperiode bemerkt (3'', 5).

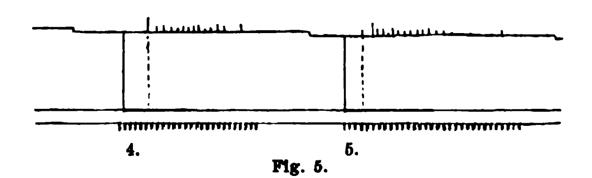


Fig. 5.

Man kann also die Schlufsfolgerung ziehen, dafs nach hypotonischer endovaskulärer Injektion die rhythmische Reizung der Chorda tympani die Sekretion von Submaxillarspeichel hervorruft:

1. nach einer Latenzperiode, die ohne Zweifel von längerer Dauer ist als unter normalen Bedingungen;
2. in einer Menge, die entweder die gleiche oder eine wenig gröfsere ist als vor der Injektion.

VI. Schlufsfolgerungen.

Wenn wir die Überlegungen beiseite lassen, die sich auf das Verhalten des osmotischen Druckes des Blutes im Vergleich zu dem des Serums beziehen und nur beiläufig einen Teil der vorliegenden Untersuchungen bilden, so können wir daraus folgende Schlufsfolgerungen ableiten:

1. Der osmotische Druck des tympanischen Submaxillarspeichels beim normalen Hunde ist, obwohl er stets niedriger ist als der des Blutes, nicht einfach eine Funktion des letzteren, woher es kommt, dafs zuweilen einem höheren osmotischen Druck des Blutes ein weniger konzentrierter Speichel entspricht, und umgekehrt.
2. Bei demselben Tiere schwankt, wenn man künstlich den osmotischen Druck des Blutes erhöht oder erniedrigt vermittelst endovaskulärer Injektion von hypertonischer oder hypotonischer NaCl-Lösung, der osmotische Druck des tympanischen Submaxillarspeichels in demselben Sinne (er nimmt zu oder ab).
3. Der Unterschied zwischen dem Δ des Blutes und dem des tympanischen Submaxillarspeichels hat eine starke Tendenz, sich konstant zu erhalten, vorausgesetzt, dafs der osmotische Druck des Blutes nicht übermäfsig gestiegen oder gesunken ist.
4. Osmotischer Druck und elektrisches Leitvermögen des tympanischen Submaxillarspeichels schwanken in demselben Sinne.
5. Die Viskosität des Speichels schwankt infolge endovaskulärer Injektion von hypertonischer oder hypotonischer NaCl-Lösung nicht parallel dem osmotischen Druck und dem Leitvermögen, sondern zeigt nicht selten eine starke Abnahme.
6. Die Sekretion des tympanischen Submaxillarspeichels wird durch eine starke Zunahme des osmotischen Druckes des Blutes modifiziert, als ob sie in einer ermüdeten Drüse stattfände; deshalb wächst die Latenzperiode, und die

Menge des Sekrets nimmt allmählich ab bis zum Stillstand der Sekretion, die jedoch unter dem Einflufs energischerer Reizungen wieder erscheint.

7. Durch eine merkliche Abnahme des osmotischen Druckes des Blutes ändert sich der Verlauf der Sekretion nicht vom Gesichtspunkt der Menge des Sekrets aus; jedoch bemerkt man auch in diesem Falle eine Zunahme der Latenzperiode.

Da nun die meisten dieser Schlufsfolgerungen in den betreffenden Kapiteln genau geprüft und erörtert worden sind, so bleibt uns nur übrig, noch einige Betrachtungen mehr allgemeiner Natur anzustellen.

Wir haben gesehen, dafs, wenn auch aus der totalen osmotischen Konzentration des Blutes die des Speichels nicht gefolgert werden kann, dennoch bei einem und demselben Tier die Tendenz der Drüsenzellen augenscheinlich ist, eine konstante osmotische Arbeit zu verrichten, welches auch die osmotische Konzentration des Blutes sein mag.

Schon a priori müfste ausgeschlossen werden, dafs die Drüsen des Verdauungsapparates als regulierende Organe für den osmotischen Druck innerer Flüssigkeiten dienen können, da ja ihre Sekrete gröfstenteils von neuem resorbiert werden. Dennoch weisen unsere Experimente klar nach, welches diametral entgegengesetzte Verhalten die Speicheldrüsen zeigen, im Vergleich z. B. mit den Nieren, infolge endovaskulärer Injektionen von verschieden konzentrierten Salzlösungen. Man mufs vielmehr annehmen, dafs die niedrige osmotische Konzentration des Speichels dazu bestimmt ist, die Konzentration des Mageninhaltes zu vermindern; in diesem Sinne können die Speicheldrüsen als regulierende Organe für den osmotischen Druck des Chymus und mithin der Vorgänge der gastrischen Verdauung fungieren (H. Straufs).

Von grofser Wichtigkeit scheint uns die Tatsache zu sein, dafs die Speichelsekretion erschwert wird, wenn man den osmotischen Druck des Blutes beträchtlich erhöht, besonders wenn man gleichzeitig die andere bezüglich des Ödems der gereizten Drüse in Betracht zieht. Es kann nicht wundernehmen, dafs

Zellen, deren physiologische Aufgabe darin besteht, eine weniger konzentrierte Flüssigkeit als das Blut abzusondern, sich dann als unfähig zur Ausübung ihrer Funktion erweisen, wenn der Unterschied des osmotischen Druckes zwischen den beiden Flüssigkeiten bedeutend erhöht wird. Dies beweist aufserdem, dafs, wenn auch jede Sekretionsfunktion in erster Linie eine Funktion der Zellen ist, sie doch unter gegebenen äufseren Bedingungen vor sich geht, von denen eine, und zwar eine ersten Ranges, die osmotische Konzentration des Blutes ist. Deshalb können wir uns auch nicht wundern über die leichte Zunahme des Speichels, der unter Bedingungen verminderten osmotischen Druckes des Blutes abgesondert wurde, da letzterer innerhalb gewisser Grenzen die Arbeit der Drüsenzellen nur erleichtern kann. Dennoch kann man nicht sagen, die Abnahme der osmotischen Konzentration des Blutes bilde einen Reiz für die Speichelzellen; mit anderen Worten, wie die letzteren sich von den Nierenzellen unterscheiden, so unterscheiden sie sich auch von den Zellen der Schweifsdrüsen.

Und doch, wenn man nach dem Ödem der Drüse urteilt, so kann man nicht sagen, um den Stillstand der Speichelsekretion infolge starker Zunahme der Konzentration des Blutes zu erklären, der wässerige Strom sei vermindert, der sich in jedes zum Funktionieren gereizte Organ ergiefst. Man mufs also annehmen, dafs die Ursache des der Ermüdung ähnlichen Zustandes, in dem die sezernierenden Zellen sich gerade befinden (und die Unfähigkeit der letzteren, Sekret zu erzeugen, d. h. dem soeben erwähnten flüssigen Strome Abflufs zu gewähren, gibt auch die Erklärung des Ödems), entweder der Überschufs an Natriumchlorid oder an den betreffenden Ionen ist, indem sie den Sekretionsprozefs gleichsam hemmen oder ändern, oder auch die erhöhte totale osmotische Konzentration der Flüssigkeit, die von innen aus die absondernden Zellen bespült und als osmotisches Hindernis für die Erzeugung des wässerigsten der bekannten Sekrete einwirkt; eine Frage, die nicht anders entschieden werden kann als durch Hervorrufen derselben Erhöhung des osmotischen Druckes des Blutes vermittelst Zuckers.

Wie dem auch sein mag, wenn sich die erste Hypothese bestätigen sollte, so hätten wir ein schönes Beispiel von funktioneller Hemmung, hervorgerufen durch einen Überschufs an Ionen, die sich auch in grofser Anzahl im normalen Blute finden; und wenn die zweite sich bestätigen sollte, so müfste man daraus schliefsen, dafs für jede lebende Zelle eine erträgliche Grenze der osmotischen Konzentration der umgebenden Flüssigkeit existiert, nach deren Überschreitung die spezifische Funktion der Zellen sich ändert oder stillsteht.

Ein Warmblütermuskelpräparat, das sich für Untersuchungen allgemeiner Muskelphysiologie besonders eignet.

Vorläufige Mitteilung

von

Fil. Bottazzi.

(Aus dem Institut für experimentelle Physiologie der Universität zu Neapel.)

I. Einleitung.

Bekanntlich kann man nicht leicht ein wirklich gutes Muskelpräparat von Warmblütern erhalten, das nämlich in den Dimensionen, vollkommener Isolierbarkeit etc. mit dem M. gastrocnemius oder dem M. sartorius des Frosches vergleichbar wäre.

Trotzdem wurden schon verschiedenartige Untersuchungen an Muskeln des Kaninchens, der Ratte und der Vögel ausgeführt: doch liefs man die verschiedenen Muskeln gröfstenteils in situ, was natürlich die Möglichkeit der verschiedenen anzustellenden Versuche überaus beschränkt.

Die Froschmuskeln wurden immer und werden noch immer von weitem vorgezogen, nicht nur deswegen, dafs man sehr leicht diese Tiere erhalten kann, sondern hauptsächlich deshalb, dafs man die Muskeln vollkommen isoliert und unversehrt bekommen kann, sowie wegen ihrer Gröfse, die weder zu viel noch zu wenig umfangreich ist.

Ferner erhält man sehr leicht den vorzüglichen, und nunmehr klassisch gewordenen Nervmuskelpräparat der aus dem N. ischiaticus und dem M. gastrocnemius besteht.

Dieselben Vorteile erweisen nun die M. recti des Hundauges, die ich hiermit den Forschern als die für die Untersuchungen der allgemeinen Muskelphysiologie geeignetsten Muskeln von Warmblütern anzeige!

Hinsichtlich ihrer Gröſse sind sie den Froschmuskeln ähnlich. Man kann sie vollkommen unversehrt in ihrer Länge erhalten, wenn man darauf achtet, dieselben durch folgendes Operationsverfahren zu präparieren. Dasselbe Tier kann acht davon liefern (aus beiden Augen): mithin können mehrere Untersuchungen zu gleicher Zeit vorgenommen werden. Vielleicht ist es auch nicht schwer, mit den Muskeln auch den N. oculomotorius freizulegen, so daſs man auf diesem Weg einen vorzüglichen Nervmuskelpräparat aus einem Warmblüter erhalten kann, der vollständig isoliert und dem klassischen des Frosches ähnlich ist. Mit einem Wort, es können an diesen Warmblütermuskeln die sämtlichen physiologischen und elektrophysiologischen Untersuchungen wiederholt werden, die man bisher an Froschmuskeln vorwiegend ausgeführt hat.

II. Operationsverfahren.

a) Schnitt der Hautdecke. Abtrennung des M. temporalis.

Das Tier wird in Bauchlage mit vorgestrecktem Kopf auf dem Handhalter befestigt. Man trennt die Hautdecke mit einem Schnitt, der, von der Sutura nasofrontalis beginnend, seitwärts bis zur Eminentia occipitalis externa sich erstreckt; von diesem letzten Punkt aus legt man einen zweiten Schnitt, der etwas schräg nach vorn unten bis zum Proc. zygomaticus von Os temporale verläuft. Dadurch entsteht ein dreieckiger Lappen, der aus Haut und den Hautmuskeln besteht, den man leicht zurückklappen kann; so wird der M. temporalis und der Pons zygomaticus bloſsgelegt. Dann trennt man sorgfältig die Insertionen dieses Muskels vom Os parietale occipitale und temporale ab: ferner muſs man den Pons zygo-

maticus selbst, sowie den Proc. coronoideus des Unterkiefers absägen, um den M. parietalis nach unten seitwärts zurückklappen zu können. Hieraus legt man die von den M. recti des Augapfels gebildete viereckige Pyramide blofs, und mit dem Zeigefinger der linken Hand (falls man an der linken Seite operiert, was vorzuziehen ist) kann man vorsichtig ihre hintere Insertionsstelle erreichen. So kann man auf den zweiten Zeitabschnitt der Operation übergehen.

b) Freilegung des Augapfels.

Nach Durchschneidung der Commissura palpebralis externa und des Ligamentum orbitale trennt man zunächst den Augapfel von der Konjunktiva ringsum ab und dann legt man denselben unter Anwendung eines Messerchens (oder auch einer Schere) von der Periorbita vorsichtig frei, indem man dabei darauf achtet, nicht mit dem Schneideinstrument die Augenmuskeln zu verletzen.

c) Abtrennung der hinteren Insertionen der Augenmuskeln.

Dem linken Zeigefinger entlang, dringt man einen kleinen Olliers Schaber bis zum Foramen opticum vor: mit ihm trennt man — im Dunkeln — die Insertionssehnen nacheinander langsam ab: schliefslich schneidet man den N. opticus und die A. ophtalmica durch; dann ist der Augapfel mit seinen Muskeln von jeder Adhärenz befreit. Der Augapfel wird dann in Ringers oder Lockes Flüssigkeit gebracht, um dann in diesen physiologischen Lösungen die weitere Freilegung des einzelnen Muskels vorzunehmen (siehe unten).

Die Operation wurde immer an nicht narkotisierten Hunden ausgeführt.

Die auf diese Weise erhaltenen Muskeln zeigen sich für mehrere Stunden noch erregbar, wenn sie in Lockescher Flüssigkeit zu einer geeigneten Temperatur, bei Durchleitung eines O_2-Stromes aufbewahrt werden.

III. Anfertigung des Muskelpräparates.

Der exstirpierte Augapfel wird zunächst mittels Stecknadel auf einer Korkscheibe in die Lockesche Lösung eingetaucht, und fixiert. Man legt dann die freie Fläche eines M. rectus blofs, indem man denselben in seiner ganzen Länge verfolgt. Nach Auffindung der Sehnenbrücke, durch die der Muskel sich an die Sclera ansetzt, wird mit einer Schere ein viereckiges Sclerastück abgeschnitten, derart, dafs man an diesem Stück der Sclera ein Loch für den mit dem Schreibhebel verbundenen Haken bequem anbringen kann, ohne die Sehne selbst im geringsten zu verletzen. Mit einer Pinzette an diesem Sclerastück beginnt man vorsichtig, den Muskel von vorn nach hinten zu heben, indem man ihn von den benachbarten Geweben bis zur Insertionsstelle seines hinteren Endes an dem bindegewebig-faserigen Zinnschen Ring frei präpariert.

Da in Wirklichkeit der Muskel für viele Stunden erregbar bleibt, und da man anderseits für gewöhnlich nur einen Muskel jeden Auges anwendet, so ist es ratsam, bei den gewöhnlichen Untersuchungen direkter Reizung des Muskels die zwei Nachbarmuskeln und einen Teil des unterliegenden M. retractor bulbi zu opfern, damit man sicherer Weise den ausgewählten M. rectus unversehrt erhalten kann. Blofs im Falle von elektrophysiologischen Untersuchungen, wenn man nämlich eine glatte Muskelfläche braucht zum Auflegen der unpolarisierbaren Elektroden, dann wird es notwendig sein, den Muskel vollständig zu entblöfsen, wenigstens am Niveau seines Bauches.

Der so frei präparierte Muskel wird nun in seinem unteren Teil durch den Zinnschen Ring an einem Haken fixiert, der sich am Boden der feuchten Kammer (siehe unten) befindet, und durch das Sclerastück in seinem oberen Teil mit einem anderen Metallhaken fixiert, der mit dem Schreibhebel in Verbindung steht.

Der Muskel wird immer in sauerstoffhaltige Lockesche Lösung zur konstanten Temperatur innerhalb eines Wärmekastens, der unten beschrieben wird, eingetaucht gehalten. Blofs in den kurzen Zeitmomenten, während deren der Muskel gereizt wird, wird die Flüssigkeit von der Kammer entfernt, um sofort nach

Aufhören der Reizung dieselbe wieder hinein zu leiten. Zur Muskelreizung (unter Anwendung eines Ketten- oder Induktionsstromes: Einzeln- oder Dauerreize etc.), wird der elektrische Strom zu beiden Metallhaken (der untere aus Gold, der obere aus Platin) geleitet, sodafs der elektrische Reiz den Muskel im ganzen trifft.

IV. Beschreibung des Thermostaten.

Man kann annehmen, dafs der Zustand jedes überlebenden Gewebes oder Organs, vom Organismus abgetrennt, der sich am meisten den natürlichen Bedingungen nähert, derjenige ist, wenn es in einer sauerstoffhaltigen physiologischen Lösung gehalten wird, die man zu einer Temperatur erhält, die etwa derjenigen inneren des Körpers entspricht. Das sauerstoffhaltige Bad, zu einer konstanten Temperatur erhalten innerhalb eines Wärmekastens, ist deshalb der einfachen erwärmten feuchten Kammer bei allen Fällen vorzuziehen, bei denen die übrigen Versuchsanordnungen es gestatten.

Zu diesem Zweck liefs ich den Wärmekasten[1]) bauen, den man in den nebenstehenden Abbildungen 1 A und B sieht.

Derselbe besteht aus einer viereckigen Kammer, deren Dimensionen, im Inneren desselben gemessen, betragen:

Höhe	. . . .	28,5 cm
Breite	. . . .	29,0 »
Tiefe	. . . .	19,5 »

Die obere, untere Wand und die seitlichen Wände sind Doppelwände aus Kupfer, deren Gesamtinhalt etwa 10 l beträgt: der von ihnen begrenzte Raum wird mit Wasser gefüllt. Die vordere und die hintere Wand bestehen aus Glas, und zwar ist die eine in einem metallenen Rahmen durch Glaskitt fixiert, während die andere beweglich ist, indem sie innerhalb von Rinnen eines metallenen Rahmens hinaufgezogen werden kann. Auf den zwei seitlichen inneren Wänden befinden sich vier Stahlfedern (zwei oben und zwei unten), die dazu bestimmt sind, Schichten von Fliefspapier

1) Derselbe wird vom Mechaniker des hiesigen Instituts für Physiologie zu Neapel (S. Andrea delle Dame, 21) Herrn L. Saggiomo für den Preis von Fr. 150 geliefert.

(*c*, *c*) oder von entfetteter Baumwolle, mit Wasser getränkt, festzuhalten, wenn der Apparat als eine einfache feuchte Kammer dienen sollte.

In einer der seitlichen Doppelwände (rechts der Abbildung 1 B) befinden sich der Ostwaldsche Toluol-Thermoregulator (*a*)

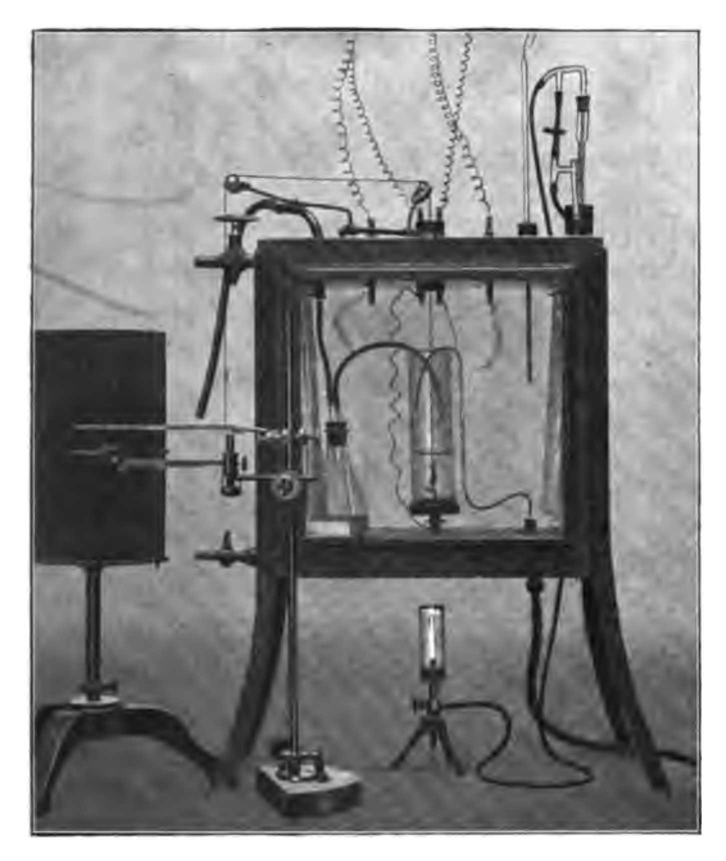


Fig. 1 A.

und ein Thermometer (*b*), welche, durch zwei entsprechende Löcher der oberen Wand durchziehend, in den mit Wasser gefüllten Raum herabsteigen. Diese obere Wand ist ferner mit anderen Löchern versehen, die den Durchgang eines zweiten Thermometers *d*, zur Messung der Lufttemperatur im Innern der Kammer bestimmt, sowie den Durchgang der unten zu besprechen-

den Metallröhre *e*, sowie den Durchgang der (mittels Zylinder aus Hartgummi isolierten) Doppelschrauben *ff* und *f' f'*, sowie der zwei anderen ebenfalls isolierten Doppelschrauben *gg* und

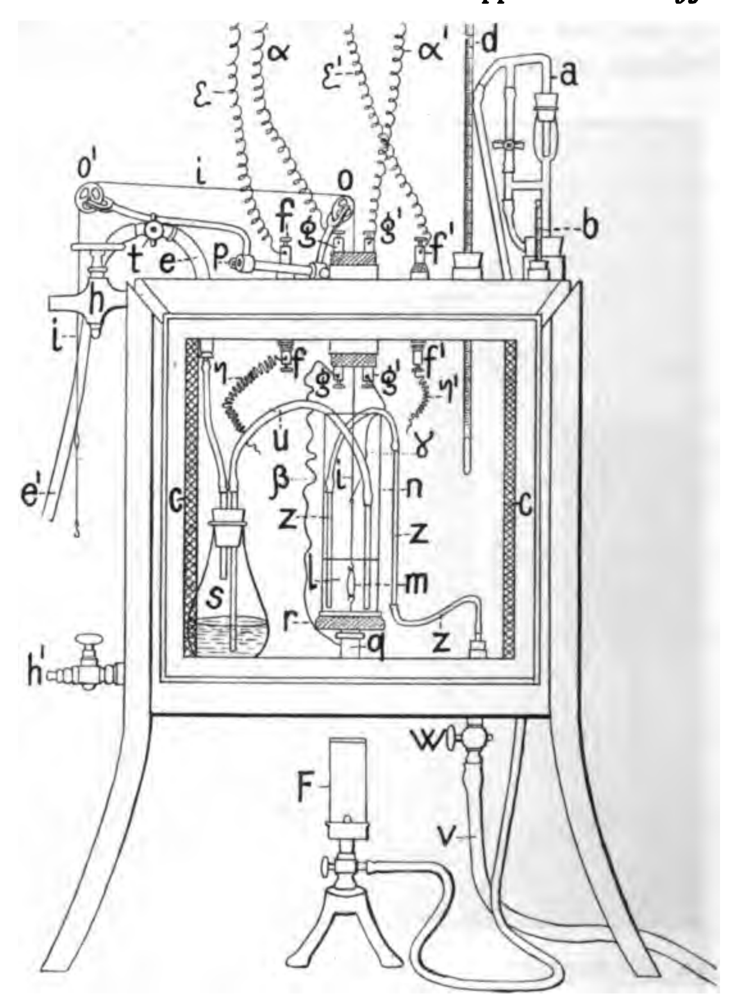


Fig. 1 B.

g' g' ermöglichen. Die Hähne *h* und *h'*, an der linken Wand, dienen zur Wasserfüllung bzw. zur Entleerung des zwischen den Doppelwänden befindlichen Raumes. Das grofse zylindrische Stück aus Hartgummi, an welchem die Schrauben *gg* und *g' g'* fixiert sind, trägt am Zentrum ein kleines Loch, durch das der

Seidenfaden *i* durchgeht, welcher dazu bestimmt ist, die Bewegungen des in die Lockesche Flüssigkeit (*l*) innerhalb des Zylinders (*n*) eingetauchten Muskels (*m*) dem Schreibhebel zu übertragen. Der Faden zieht über zwei Rollen (*o*, *o'*) hinüber, welche, in einer Ebene am Metallstab (*p*) fixiert, nach Belieben verlagert werden können, da der Stab seinerseits durch einen Metallring fixiert ist, den man auf dem genannten Hartgummizylinder drehen kann. *F* ist die vom Thermoregulator gespeiste Gasflamme.

Wie es aus der Abbildung deutlich hervorgeht, ist der Muskel an zwei Metallhaken festgehalten. Der untere, kürzere, besteht aus Gold (er könnte auch aus Platin sein) und er ist im Zentrum eines Kegels aus Hartgummi befestigt, der in seinem unteren Teil sich mit dem Metallstück *q* fortsetzt (der Haken und das Metallstück werden in direkte Verbindung gesetzt, entlang des Hartgummistückes), welches seinerseits auf einem aus dem Zentralteil des Kammerbodens hervorragenden Ansatzstück eingeschraubt werden kann.

Will man den Muskel in den Apparat einführen, so beginnt man mit Aufschrauben des Stückes *q* auf dem Boden der Kammer und fixiert dann das eine Muskelende am unteren Haken. Hierauf führt man den oberen, vom Faden herabhängenden freien Haken *i* in den Glaszylinder *n* ein, welcher unten von einer kreisrunden Hartgummischeibe *r* abgeschlossen wird, die etwa 1 cm dick ist und in ihrem Zentrum ein kegelartiges Loch trägt, das genau dem oben beschriebenen, den unteren Haken tragenden Hartgummikegel wasserdicht entspricht. Nun befestigt man das andere Muskelende am oberen Haken, das man aus der unteren Öffnung des Zylinders herausragen läſst; hierauf wird der Zylinder selbst auf dem Stück *q* fixiert, und dann leitet man die Lockesche Lösung in demselben ein. Die Lockesche Flüssigkeit befindet sich schon in der Flasche *s*, zur Wärmekastentemperatur erwärmt: durch Einblasen in das Rohr *ée*, bei Öffnungsstellung des Hahnes *t* des Metallrohres *e*, gelangt die Flüssigkeit aus der Flasche *s* durch den Kautschukschlauch *u*, der nach unten zu von einem Glasrohr verlängert wird, in den Zylinder *n*: hierauf

wird der Hahn *t* zugeschlossen. Diese Anordnung ist sehr bequem, weil man durch dieselbe dann die Flüssigkeit wieder aus dem Zylinder *n* in die Flasche *s* aspirieren kann usw., ohne dafs man die Kammer zu öffnen braucht, d. h. ohne dafs die konstant gewordene innere Kammertemperatur verändert wird.

Zur Ermöglichung des O_2-Stromes innerhalb der Flüssigkeit *l* braucht man einen Gasrezipienten, der sich rechts der Abbildung (nicht wiedergegeben) befindet: derselbe wird durch den Kautschukschlauch *v*, den Hahn *w* und das innere Rohr *z z z*, welches in die Flüssigkeit hinabsteigt, geleitet: durch verschiedene Stellungen des Hahnes *w* regelt man den Strom des Gases (O_2, CO_2 etc.), welches durch die Flüssigkeit *l* hindurchperlt.

Aus der Abbildung ersieht man auch leicht, wie der reizende elektrische Strom zum Muskel geleitet wird. Die zwei Metalldrähte α α', treten aus der zweiten Rolle eines Du Bois-Reymondschen Schlitteninduktoriums aus: der eine Draht führt durch die Schranke *g* und den Metalldraht β zum Stück *q* und mithin zum unteren Haken, der das untere Muskelende trägt. Der zweite Draht führt durch die Schraube *g'* und die dünne biegsame Silberleiste γ zum oberen Ende des oberen Hakens, an dem das obere Muskelende hängt. Wenn die Flüssigkeit *l* aus dem Zylinder abgesaugt wird (das Gas fährt noch immer fort, um den Muskel zu strömen), werden beide Drähte voneinander isoliert, und die Reizung findet unter den denkbar besten Bedingungen statt.

Die zwei Doppelschrauben *f f'* stehen aufserhalb der Kammer mit den zwei Metalldrähten ε ε' und innerhalb der Kammer mit den zwei Metalldrähten η η' in direkter Verbindung. Diesen letzteren schliefsen sich die unpolarisierbaren Elektroden von Oker-Blom an, die auf dem Kammerboden stehen und gehörig mit dem Muskelbauch verbunden werden, falls man einen Strom vom Muskel zum Galvanometer oder zum Kapillarelektrometer durch die Metalldrähte ε ε' ableiten will. In diesem Fall wird selbstverständlich der Zylinder *n* entfernt, und der Muskel wird dann unten an einem Muskelhalter (Pinzette) fixiert, der an Stelle des Stückes *q* tritt. Die Austrocknung desselben wird dadurch

verhindert, dafs man die Papierschichten *c c* mit Wasser tränkt: mit anderen Worten funktioniert der Wärmekasten dann als einfache erwärmte feuchte Kammer, in die man jedoch Sauerstoff oder anderes beliebiges Gas durchleiten kann.

Will man die Wirkung chemischer Stoffe untersuchen, so bringt man die betreffende Lösung in die Flasche *s*, und von dieser läfst man nun dieselbe in den Zylinder *n* einströmen. Will man die Wirkung verschiedener Lösungen feststellen, so werden mehrere Flaschen, ähnlich wie *s*, bereitet, von denen jede mit dem entsprechenden Siphon versehen ist: sie werden dann mit bestimmten Mengen der verschiedenen Lösungen gefüllt: alle werden innerhalb der Kammer, d. h. zur gleichen Temperatur gehalten. Im Augenblick des Versuches braucht man nun die eine Flasche durch die andere zu ersetzen, indem man für einen Augenblick die Kammer aufmacht.

Dieser Wärmekasten gestattet also das Studium des Einflusses, welchen die verschiedenen Temperaturen, die verschiedenen Gase und verschiedene chemische Stoffe auf das Muskelpräparat ausüben: ferner gestattet er die direkte elektrische Reizung des Muskels. Durch einfache Nebeneinrichtungen und Zusätze kann man in der Kammer noch ein paar Reizelektroden für den Nerv eines entsprechenden Nervmuskelpräparates anbringen, zu denen der elektrische Strom durch die Drähte β und γ gelangen würde, während die mit dem Muskel verbundenen unpolarisierbaren Elektroden von Oker-Blom den Demarkations- bzw. den Aktionsstrom zum Galvanometer ableiten würden etc.

V. Experimentelle Untersuchungen an M. recti des Hundsauges.

Vorläufig wurden von uns bisher wenig zahlreiche Untersuchungen angestellt, die hauptsächlich zu dem Zwecke ausgeführt wurden, die Überlebensdauer des Muskelpräparates, seinen Erregbarkeitsgrad festzustellen, sowie auch um zu ermitteln, ob an demselben jene Untersuchungen von allgemeiner Muskelphysiologie wiederholt werden können, die bisher an Froschmuskeln angestellt wurden.

1. Überlebensdauer des Muskels.

Unter den folgenden Versuchsbedingungen:

a) Eintauchen in die Lockesche Flüssigkeit,

b) Temperatur der Flüssigkeit = etwa 31° C,

c) unaufhörlicher O_2-Strom durch die Flüssigkeit,

d) zahlreiche Reizungen, nach genügenden Erholungsabständen untereinander, beobachteten wir, dafs der Muskel binnen 4—5 Stunden kein Zeichen von Ermüdung oder Abnahme der Erregbarkeit aufweist, mit Ausnahme jener Fälle, bei denen die Herstellung des Präparates nicht unter allen, oben besprochenen Vorsichtsmafsregeln stattfand. Bis jetzt haben wir keine Gelegenheit gehabt, Versuche längerer Dauer anzustellen: doch glauben wir sicher, dafs der Muskel für mehrere Stunden noch erregbar bleibt. Es ist übrigens immer vorzuziehen, falls man nicht gerade die Dauer des Überlebens und der Erregbarkeit bei verschiedenen Versuchsbedingungen feststellen will, sich frisch angefertigter Muskeln zu bedienen, d. h. man wird am besten die Muskeln nur für wenige Stunden nach deren Isolierung für Versuche anwenden.

Wir wollen den Umstand erwähnen, dafs einmal, indem aus Versehen der Muskel in »Ringersche Lösung für Amphibien« anstatt in »Ringersche Lösung für Warmblüter« eingetaucht wurde, sich schon am Beginn des Versuches wenig erregbar zeigte, und bald darauf wurde er völlig unerregbar. Dies genügt um nachzuweisen, wie grofsen Einflufs der osmotische Druck der Lösung auf die quergestreiften Muskeln ausübt. Denn die zwei Lösungen unterscheiden sich untereinander nur durch die geringere molekulare Konzentration der Elektrolyten in der »Ringerschen Lösung für Amphibien«. Bisher konnten wir keine bemerkenswerten Unterschiede zwischen den in »Ringerscher Lösung für Warmblüter »gehaltenen Muskeln und denjenigen in »Lockescher Lösung« gehaltenen beobachten, obwohl wir keine besondere Untersuchungen diesbezüglich angestellt haben. Jedenfalls ist zu vermuten, dafs die letztere die Erreg-

barkeit und das funktionelle Vermögen des Muskels besser erhält; deswegen haben wir dieselben in unseren letzten Versuchen ausnahmslos angewendet.

Folgendermafsen setzen sich die drei von uns gebrauchten Flüssigkeiten zusammen:

1. Ringersche Lösung für die Amphibien:

NaCl	0,7 g	
$CaCl_2$	0,0026 g	
KCl	0,035	»
Wasser	100,0	»

2. Ringersche Lösung für die Warmblüter:

NaCl	0,9 g	
$CaCl_2$	0,024 g	
KCl	0,042	»
$NaHCO_3$	0,02	»
Wasser	100,0	»

3. Lockesche Lösung:

NaCl	0,8 — 0,9 g	
$CaCl_2$	0,02 g	
KCl	0,02	»
$NaHCO_3$	0,02	»
Glykose	0,1	»
Wasser	100,0	»

2. Einzelne Zuckungen, durch einzelne Schliefsungs- oder Öffnungsinduktionsschläge hervorgerufen. (Fig. 2.)

Versuchsbedingungen:

Maximale Reize durch Induktionsstrom (1 Akkumulator; Rollenabstand = 5 mm).

Länge des Schreibhebels:

Vom Drehpunkt zum schreibenden Ende 166 mm
Vom » zur Ansatzstelle des Muskels 22 mm
Vom » » » » Gewichtes 30,5 mm

Abstand zwischen den Ansatzstellen des Muskels und des Gewichtes 8 mm.

An den Hebel angehängtes Gewicht = 2 g.

In der Nähe des Drehpunktes angehängtes Gewicht = 20 g.

Abstand vom Drehpunkt zur Ansatzstelle dieses Gewichtes = 1,5 mm.

Gesamtgewicht, welches vom Muskel bei seiner Zuckung gehoben wird (Gewicht des Hebels + 2 g schweres, an dem Schreibhebel angehängtes Gewicht) = 3 g.

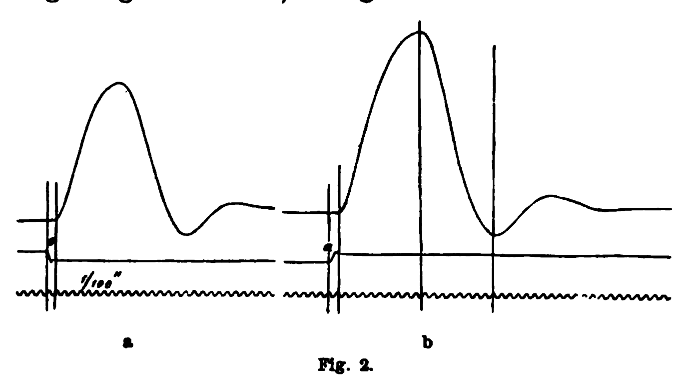


Fig. 2.

Gesamtgewicht, welches vom Muskel in seiner Zuckung gehoben wird — wenn der Hebel mit dem Gewicht von 2 g + dem Gewicht von 20 g + dem Gewichtshalter in der Nähe des Drehpunktes gehängt belastet wird = 5 g.

Wie aus den Kurven zu ersehen ist, beträgt die Latenzzeit etwa $^{1}/_{100}$ Sek.; die Verkürzungsphase der Kontraktion dauert etwas mehr ($^{9,5}/_{100}$ Sek.) als die Erschlaffungsphase ($^{8}/_{100}$ Sek.). Die Gesamtdauer der Kontraktion beträgt etwa $^{17,5}/_{100}$ Sek.

Hinsichtlich der Latenzzeit verhalten sich also die Augenmuskeln ähnlich wie andere Warmblütermuskeln, wie z. B. der M. Gastrocnemius der Ratte (0″,011 Jeo und Cash), unter Anwendung derselben Versuchsmethode.

Hinsichtlich der Kontraktionsdauer erinnern sie an diejenigen von verschiedenen Krötenmuskeln (0″,19 Jeo und Cash), vom M. rectus abdominis des Frosches (0″,17 dieselben), die sicher nicht denjenigen angehören, welche die raschesten Kontraktionen ausführen. Über die Kontraktionsdauer übt aber bekanntlich die Temperatur einen grofsen Einflufs aus: und wir müssen hier

erwähnen, dafs die sämtlichen, von uns erhaltenen Kurven zur Temperatur von etwa 31 ° C. registriert wurden. Weitere Untersuchungen werden uns sagen, ob zur Körpertemperatur (etwa 38° C) die Kontraktionsdauer geringer ist, und sich mehr derjenigen, z. B. des M. Gastrocnemius der Ratte (0'',13 Jeo und

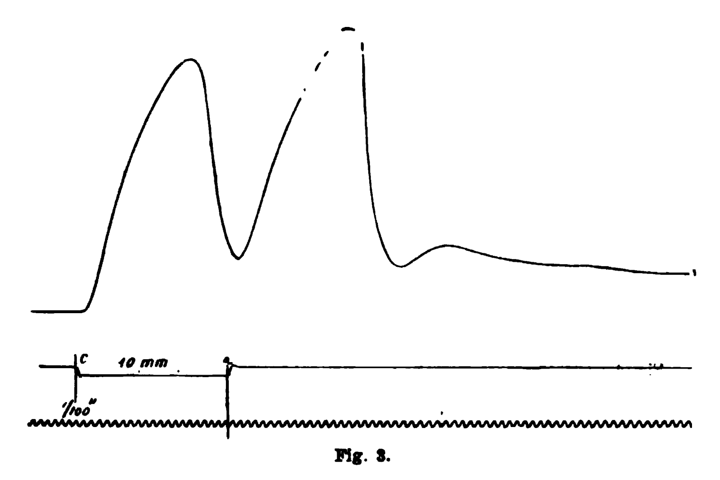


Fig. 3.

Cash) nähert. Die Verkürzungsphase des Muskels ist länger als die Erschlaffungsphase.

Die Gestalt der isotonischen Kontraktion bietet keine Besonderheiten.

3. Summation.

Die Kurven der Fig. 3—8 wurden dazu aufgenommen, um den geringsten Zeitabstand zwischen zwei aufeinanderfolgenden maximalen Schliefsungs- und Öffnungsreizen zu ermitteln, welcher nötig ist, um vollkommene Verschmelzung der zwei betreffenden Kontraktionen hervorzurufen, soweit es vom Fehlen jeglicher Knickung in der aufsteigenden Linie (Verkürzungsphase) des Myogramms zu beurteilen ist. Wie man sieht, beträgt dieser geringste Zeitabstand etwa $^{3}/_{100}$ Sek. (0'',03). Ein Zeitintervall von 0'',05 genügt schon, um eine Knickung in der aufsteigenden Kurvenlinie erscheinen zu lassen: dies besagt, dafs die sich mit diesem Zeitintervall aufeinanderfolgenden Reize — beim Konstantbleiben der Reizintensität — nicht genügen würden, einen vollständigen Tetanus herbeizuführen.

Damit die Verschmelzung vollkommen ist, mufs also der zweite Reiz den Muskel treffen vor dem Ende des ersten Drittels der Verkürzungsphase der ersten Zuckung.

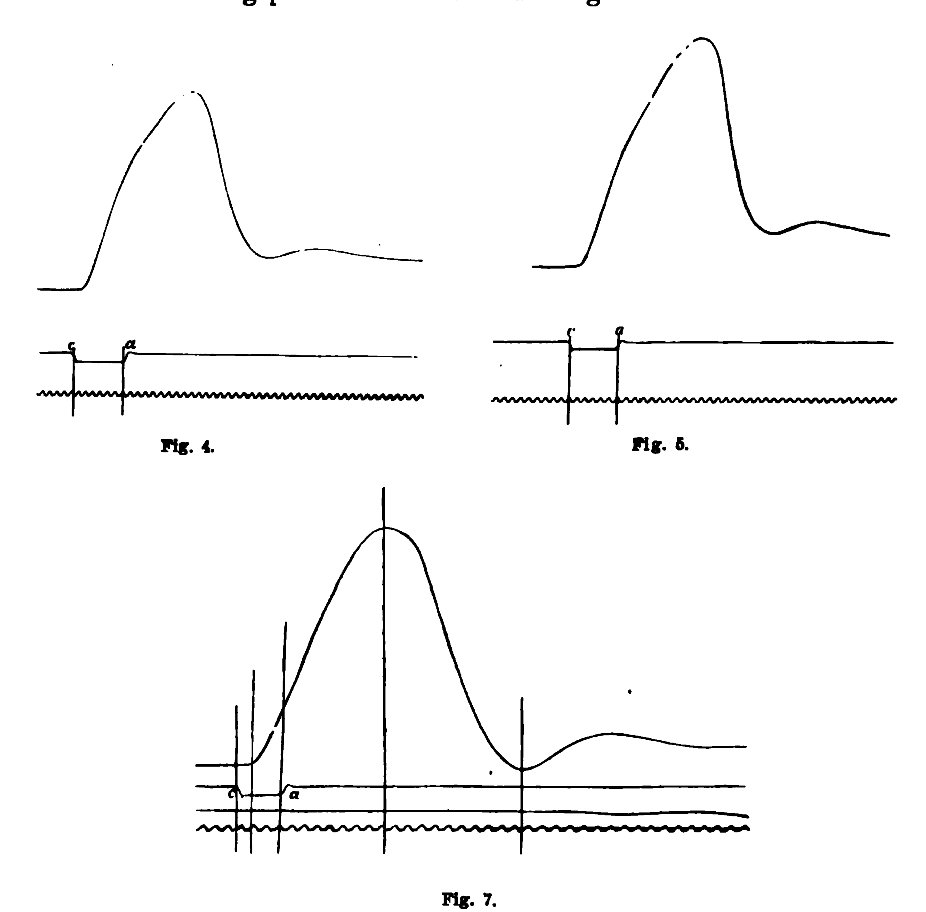


Fig. 4. Fig. 5.

Fig. 7.

Am Froschmuskel fanden Kronecker und Stanley Hall[1]), dafs die gröfste Hubhöhe des Kontraktionspaares nur dann erhalten wird, wenn die zweite Kontraktion am ersten Sechstel der ersten Kontraktion beginnt. Bisher haben wir aber keine besonderen Untersuchungen über die »Hubhöhe« des Zuckungspaares, sondern blofs über die mehr oder weniger vollkommene

1) H. Kronecker u. H. Stanley Hall, Die willkürliche Muskelaktion. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. 1879, Suppl.-Bd. S. 11.

Verschmelzung der zwei Kurven, die das Zuckungspaar zusammensetzen.

Sewal[2]) beobachtete, dafs die Kurven von zwei aufeinanderfolgenden Einzelnzuckungen (vom Froschgastrocnemius: maximale Reize des N. ischiaticus) in einer einzigen ununterbrochenen Kurve sich verschmelzen, wenn sie sich nach einem

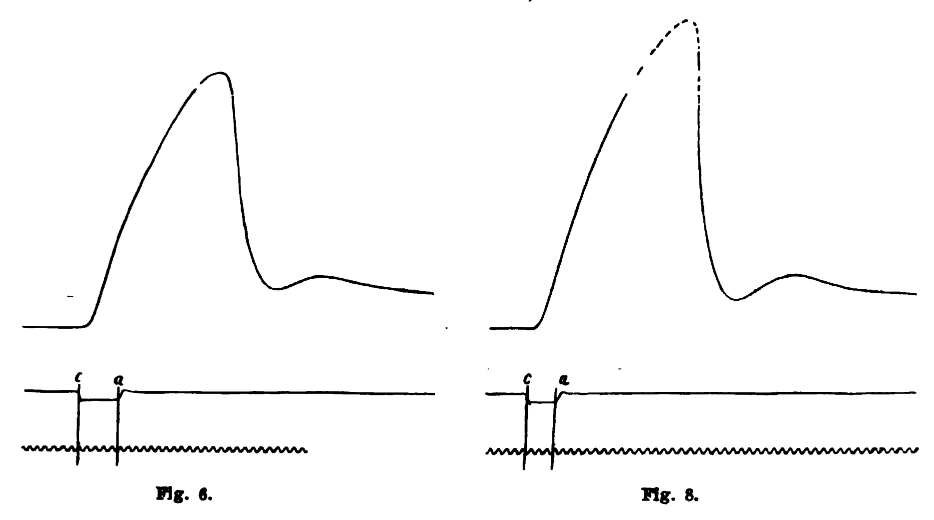


Fig. 6. Fig. 8.

Zeitintervall von etwa 0'',026 d. h. mit einer Frequenz von 38,8 Reizen pro Sek. aufeinanderfolgen; und dafs bei allen anderen Fällen die Verschmelzung unvollständig ist, da die Kurve sich als unterbrochen zeigt. Die gröfste Hubhöhe des Zuckungspaares würde aber nach ihm durch einen Zeitintervall von 0'',048, d. h. mit einer Frequenz von 20,8 Reizen pro Sekunde auftreten.

Unsere Versuchsergebnisse sind doch nicht endgültig, sei es deswegen, dafs die Temperatur, zu welcher die Muskeln gehalten wurden, etwas niedriger war als die normale, sei es deswegen, weil die zwei aufeinanderfolgenden Reize nicht gleicher Stärke waren, denn der erste (Schliefsungsschlag) war schwächer als der zweite (Öffnungsschlag). Wir werden die Versuche unter besseren Bedingungen wiederholen, und zwar unter Anwendung

1) H. Sewal, On the effect of two succeeding stimuli upon muscular contraction. Journ. of Physiol. 1879, II., p. 164.

von gleichstarken Reizen (bloſs den Öffnungsschlägen, nach Ausschaltung der Schlieſsungsschläge oder umgekehrt).

4. Beziehung zwischen Reizstärke und Hubhöhe.

Fig. 9 zeigt die Zunahme der Hubhöhe von Einzelnzuckungen (Öffnungsinduktionsschläge) mit der Zunahme der Reizstärke. Die erste überaus schwache Kontraktion wurde erhalten, als der Rollenabstand gleich 150 mm war. Die höchste Zuckung der Reihe (die letzte rechts) wurde erhalten, indem die beiden Rollen

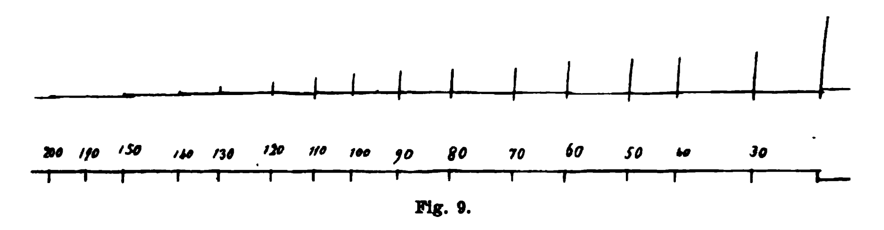


Fig. 9.

aufeinander vollständig geschoben waren. Wie es deutlich zu erkennen ist, gibt es zwischen der vorletzten und der letzten Zuckung keinen stufenweisen Übergang: dies hängt davon ab, daſs die Rollen vom 30 mm-Abstand gleich auf 0-Abstand gebracht wurden.

Das Du Bois-Reymondsche Schlitteninduktorium war von einem Akkumulator gespeist. Vorläufig haben wir nicht versucht, ob durch weitere Erhöhung der Reizstärke (2 Akkumulatoren etc.) die Hubhöhe der Kontraktion sich weiter vermehrt.

(Die in den Kurvenabbildungen angegebenen Zahlen zeigen den Rollenabstand des Schlitteninduktoriums in Millimetern).

5. Tetanus.

Bezüglich des durch direkte faradische Reizung der M. recti oculi erzeugten Tetanus beschränkten wir uns bisher darauf, bei einer bestimmten mittelmäſsigen Reizstärke die Reizezahl festzustellen, die eben zur Temperatur von 31° C notwendig ist, um einen vollständigen Tetanus zu erzielen (Optimum der Reizfrequenz): ferner bei einer gewissen Reizfrequenz (die beinahe der Optimum-Frequenz gleich war) die Veränderungen der teta-

nischen Kontraktionen festzustellen, mit dem Variieren der Reizstärke.

Fig. IV der Tafel (S. 454) zeigt einen vollständigen Tetanus des M. rectus oculi eines grofsen Hundes, bei den folgenden Versuchsbedingungen erhalten:

Reizstrom von 2 Akkumulatoren,

Rollenabstand = 5 mm.

Zahl der Reize (Schliefsungs- und Öffnungsinduktionsschläge) = 34,2 pro Sek.

Temperatur 31,5° C.

Muskelbelastung (einschliefslich des Hebels) = 2 g.

Bei gleichbleibender Reizfrequenz derselben Temperatur fing der Tetanus an etwas unvollständig zu werden, als der Rollenabstand gleich 50—60 mm war: er wurde ganz unvollständig, als der Rollenabstand 70 mm betrug.

Die Kurven I—III derselben Tafel zeigen, wie die Tetanushöhe bei Zunahme der Reizstärke zunimmt, bei gleichbleibender Reizfrequenz und bei unveränderten übrigen Bedingungen. Diese in drei Horizontalreihen zusammengestellten Kurven müssen von der untersten nach der obersten gelesen werden, der Zeitfolge nach, in der sie aufgenommen wurden.

Die Versuchsergebnisse waren folgende:

Reizstrom von 1 Akkumulator.

Die verschiedene Reizstärke wird von den Zahlen angegeben, die jedem Tetanus entsprechen, und welche den Rollenabstand in Millimetern deuten.

Reizfrequenz = 28—30 pro Sekunde.

Dauer jedes Tetanus = 5 Sek.

Zeitintervall zwischen den einzelnen Tetanis = 5 Minuten während deren der Muskel in sauerstoffreicher Locke-scher Lösung gehalten war.

Wie aus den Kurven ersichtlich ist, nehmen die Höhen der aufeinanderfolgenden Tetani im allgemeinen zu mit der Zunahme der Reizintensität.

Faſst man in zwei Tabellen die Zahlenwerte der auf den Myogrammen gemessenen Tetanushöhen zusammen, so erhält man folgende Resultate:

Versuch I. (1 Akkumulator; Reizfrequenz = 28—30 pro Sek. Kurven der Fig. I—III auf S. 454.)

Rollenabstand in mm	Maximale Höhe der Tetanuskurve in mm
150	2
140	3
130	6
120	14—10
110	18
100	26
90	32
80	34
70	34
60	38—37
50	38
40	37
30	36
20	35

Aus diesen Resultaten ergibt sich, daſs die gröſste Hubhöhe einem Rollenabstand von 60—50 mm entspricht; wird der Rollenabstand weiter vermindert, d. h. wird die Reizstärke weiter erhöht, so erniedrigt sich die Tetanuskurve wieder. Man könnte doch vermuten, daſs dies die Folge von beginnender Muskelermüdung wäre, besonders weil die Erzeugung der aufeinanderfolgenden Tetani in der Reihenfolge von den niedrigeren zu den höheren stattfand.

Versuch II. (2 Akkumulatoren: Reizfrequenz = etwa 34 pro Sek.)

Rollenabstand in mm	Maximale Höhe der Tetanuskurve in mm
100	27
90	36
70	50
60	51
50	44
40	48
30	44
20	46

In dieser zweiten Tetanusreihe entspricht die gröſste Hubhöhe auch einem Rollenabstand von etwa 60 mm, sowie auch in

diesem Falle vermindert sich die Hubhöhe wieder bei weiterer Zunahme der Reizstärke.

Während aber beim vorangehenden Versuch die Tetani in einer regelmäfsigen Reihenfolge, und zwar von den niedrigeren zu den höheren, erzeugt wurden, wurden dagegen in diesem Fall ohne jede Ordnung nacheinander erzeugt, ja sogar wurden jene von stärkster Reizung nach jenen von schwächster Reizung und umgekehrt abwechselnd erzeugt. Dies beweist, dafs die in beiden Fällen beobachtete Erscheinung keine zufällige Tatsache ist d. h., dafs es, gerade so wie es ein Optimum in der Reizfrequenz gibt, so auch für jeden Muskel ein Optimum der Reizstärke existiert, bei dem man den gröfsten Grad der Tetanusverkürzung erhält.[1])

Schliefslich wollen wir den Umstand hervorheben, dafs wir den Muskel sehr wenig belastet haben, um möglichst nahe den natürlichen Bedingungen zu experimentieren, unter denen die M. recti oculi im Tierkörper in Funktion treten. Diese Muskeln sind nicht in der Tat dazu bestimmt, eine beträchtliche Arbeit zu leisten, wie z. B. erhebliche Gewichte zu heben und für einige Zeit gehoben zu halten: denn sie bewirken blofs die Drehung des Augapfels seitwärts oder nach oben und unten.

Unter physiologischen Zuständen beginnen sie ihre Kontraktion auch nicht, indem sie von einem erheblichen Spannungszustand ausgehen.

In unseren weiteren Untersuchungen werden wir jedenfalls nicht unterlassen, ihre Zusammenziehungen unter auxotonischen und isometrischen Bedingungen zu studieren, sowie auch unter isotonischen Bedingungen bei Variation der Belastung und der übrigen bekannten Versuchsbedingungen.

---

1) Ähnliche Erscheinungen wurden schon bei anderen Muskeln von Wedensky, Hofmann etc. beobachtet. Mit der Literatur dieses Gegenstandes werden wir uns aber eingehend beschäftigen, wenn wir die ausführliche Arbeit veröffentlichen werden.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1 A und B.

Fig. 2. Einzelzuckungen eines M. rectus oculi eines Hundes, durch Schliefsungsinduktionsschlag (*c*) und Öffnungsinduktionsschlag (*a*) hervorgerufen. Temp. 31° C. Zeit: $^1/_{100}$ Sek. Latenzzeit = etwa $^1/_{100}$ Sek.

$$\left.\begin{array}{l} \text{Verkürzungsphase} = \frac{9,5}{100}\text{ Sek.} \\ \text{Erschlaffungsphase} = \frac{8}{100}\text{ Sek.} \end{array}\right\} \text{Dauer der Zuckung (Öffnungsschlag): } \frac{17,5}{100}\text{ Sek.}$$

Fig. 3. M. rectus oculi eines Hundes. Erstes Paar von maximalen Zukkungen (Schliefsungs- und Öffnungsschlag).

Zeitintervall zwischen beiden Reizen = etwa $^{20}/_{100}$ Sek. Zeit: $^1/_{100}$ Sek. Temp. 31° C.

Fig. 4. Derselbe M. rectus oculi. Ein Zuckungspaar. Die Schliefsungs- und Öffnungsmaximalreize folgen aufeinander mit einem Intervall von $\frac{6,5}{100}$ Sek.

(1 Akkum. Rollenabstand = 5 mm.) Zeit: $^1/_{100}$ Sek. Temp. 31° C.

Fig 5 Derselbe M. rectus oculi. Ein Zuckungspaar. Alles wie oben. Zeitintervall zwischen beiden Reizen = $\frac{5,5}{100}$ Sek. Zeit: $^1/_{100}$ Sek. Temp. 31° C.

Fig. 6. Derselbe M. rectus oculi Zuckungspaar. Unvollständige Verschmelzung beider Kontraktionen.

Zeitintervall zwischen beiden Reizen = etwa $\frac{5}{100}$ Sek. Alles übrige wie oben. Zeit: $^1/_{100}$ Sek. Temp. 31° C.

Fig 7. M. rectus oculi eines anderen Hundes. Zuckungspaar. Maximale Reizung (1 Akkum. Rollenabstand = 5 mm.) Latenzzeit = $^1/_{100}$ Sek.

Zeitintervall zwischen beiden Schliefsungs- (*c*) und Öffnungs- (*a*) Reize = $\frac{3}{100}$ Sek.

$$\left.\begin{array}{l} \text{Verkürzungsphase} = \frac{10}{100}\text{ Sek.} \\ \text{Erschlaffungsphase} = \frac{11}{100}\text{ Sek.} \end{array}\right\} \text{Gesamtdauer} = \frac{21}{100}\text{ Sek.}$$

Zeit: $^1/_{100}$ Sek. Temp. 31° C.

Der zweite Reiz trifft den Muskel am Ende des ersten Drittels oder am Beginn des zweiten Drittels der Verkürzungsphase.

Fig. 8. Derselbe M. rectus oculi wie Fig. 3—6. Zuckungspaar. Vollständige Verschmelzung beider Kontraktionen.

Maximale Reize (1 Akkum. Rollenabstand = 5 mm) von rasch aufeinanderfolgenden Schliefsungs- (*c*) und Öffnungs- (*a*) Induktionsschlägen.

Zeitintervall zwischen beiden Reizen = $^{3}/_{100}$ Sek. Temp. 30,7 ° C. Zeit: $^{1}/_{100}$ Sek.

Fig. 9. M. rectus oculi eines Hundes.

Einzelreize durch Öffnungsinduktionsschläge (1 Akk.). Stufenweise fortschreitende Zunahme der Kontraktionshöhen in direktem Zusammenhang mit der Zunahme der Reizstärke (die Zahlen geben in Millimeter die verschiedenen Rollenabstände an). Temp. 31 ° C.

Fig. I—III. M. rectus oculi eines Hundes.

Reihe von Tetani. Die Reizfrequenz war immer dieselbe = 28—30 Reize pro Sek.

Die Reizstärke wurde verändert. Die an der Abbildung angegebenen Zahlen bedeuten in mm den Rollenabstand eines Schlitteninduktoriums (1 Akk.).

Dauer von jedem Tetanus = 5 Sek. Zeitintervall zwischen den einzelnen Tetanis = 5 Min. Während der Zwischenzeit zwischen den einzelnen Tetanis war der Muskel in sauerstoffhaltiger Ringerscher Lösung eingetaucht. Temp. 31,7° C.

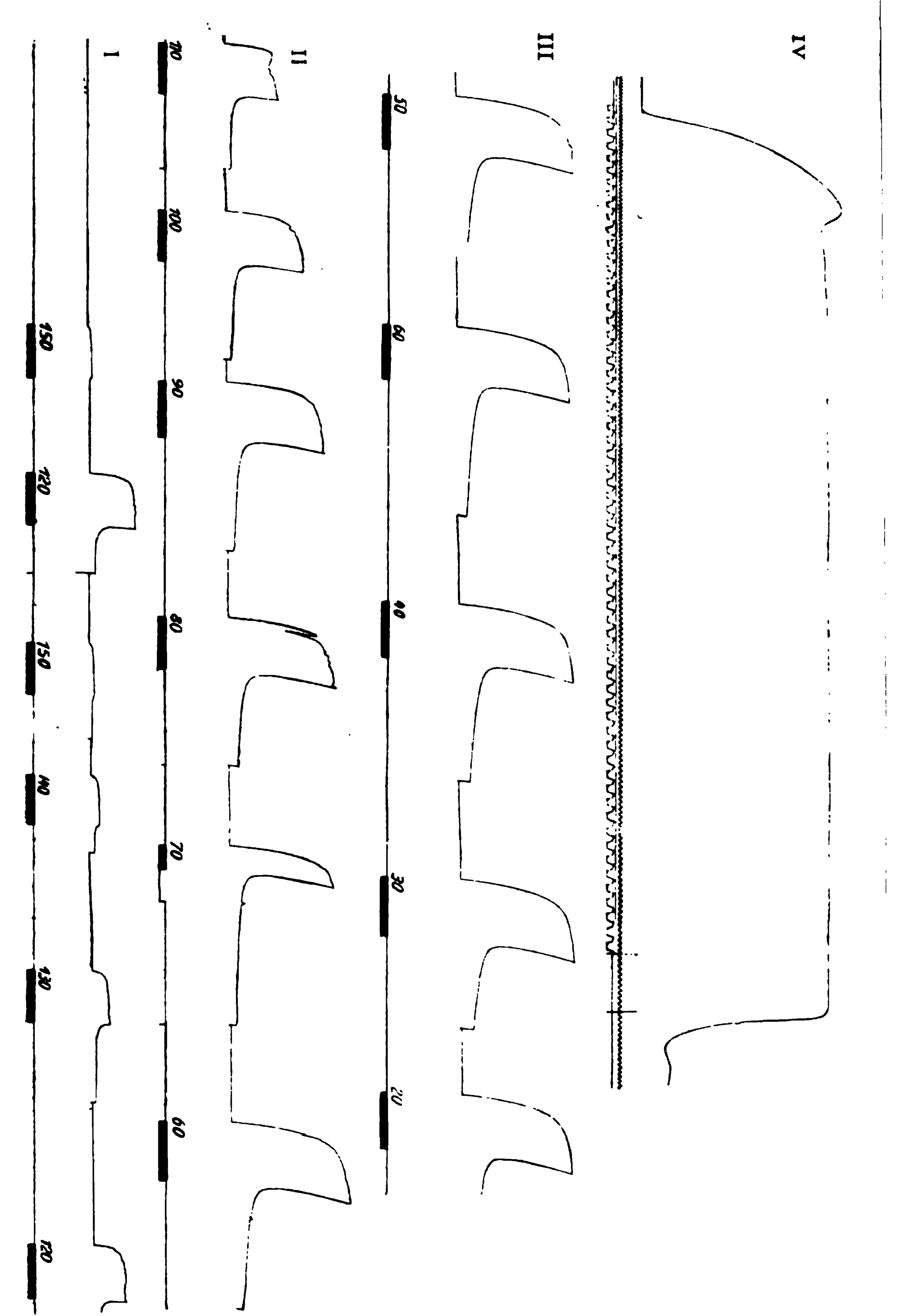
Fig. IV. M. rectus oculi eines grofsen Hundes.

Vollständiger Tetanus. Reizung: 2 Akk. Rollenabst. = 5 mm. Reizfrequenz = 34,2 Doppelinduktionsschläge pro Sek. Gesamtzahl = 63 Doppelreize (Öffnungs- und Schliefsungsschläge).

Dauer des Tetanus = 1' und $^{84}/_{100}$ Sek. Latenzzeit der Tetanuskontraktion = etwa $^{1}/_{2}$ Hundertstel Sek. (0,005").

Dauer der tetanischen Verkürzung nach Aufhören des Reizes = $^{11}/_{100}$ Sek.

Belastung = 2 g. Temp. 31,5° C. Zeit = $^{1}/_{100}$ Sek.


I
150
120
150
140
130
120
II
110
100
90
80
70
60
III
50
60
40
30
20
IV

Der Abflufs des Labyrinthwassers in seinen Folgen für die Funktion des Ohres.

Von
Professor **Bezold**, München.

(Mit Tafel III.)

Seitdem die von Ed. Weber aufgestellte Theorie über die Bewegung des Schallleitungsapparates als Ganzes bei der Einwirkung von Schallwellen durch v. Helmholtz ihre mathematische Begründung gefunden hat, ist das Studium der Leistungen dieses Apparates und seiner einzelnen Glieder, welche schon die Bewunderung des Mathematikers Riemann erweckt haben, eine der anregendsten und dankbarsten Aufgaben nicht nur für Physiologen und Physiker, sondern auch für den in der ärztlichen Praxis stehenden Otologen geworden.

Die Forschungsergebnisse der letzten Jahrzehnte haben gezeigt, wie unentbehrlich auf diesem physiologischen Gebiete die Beobachtung am erkrankten menschlichen Gehörorgan, also die Mithilfe auch des Ohrenarztes ist, welcher allein Gelegenheit hat, alle möglichen pathologischen Veränderungen an diesem Apparate sowohl die einfachen Störungen in seinem labilen Gleichgewicht, sei es infolge von Luftdruckdifferenz aufserhalb und innerhalb des Trommelfells, sei es infolge von Auflagerung auf dasselbe, Exsudatansammlung in der Paukenhöhle usw., als auch Substanzverluste jeder Art und jeder Gröfse am Schallleitungsapparate von der unkomplizierten traumatischen Trommelfell-

perforation bis zur Durchtrennung, resp. dem Verlust von einzelnen Teilen der Gehörknöchelchenkette oder ihrer Gesamtheit vom Trommelfell bis zur Fufsplatte des Steigbügels in genügender Häufigkeit zu beobachten und zum Teil sogar experimentell zu verfolgen imstande ist.

Der ganze Apparat liegt uns oftmals für die direkte Untersuchung mit dem Auge am Lebenden offen, wenn das Trommelfell oder aufserdem noch die hintere obere knöcherne Gehörgangswand, sei es durch spontane Zerstörung, sei es durch Operation, entfernt sind.

Der jeweilige Grad von funktioneller Leistungsfähigkeit, welcher bei all diesen verschiedenen direkt zu beobachtenden Störungen und Defekten des Schallleitungsapparates noch bestehen bleibt, läfst sich am menschlichen Ohre mit derselben Genauigkeit bestimmen, wie beispielsweise die Funktionsanomalieen des Auges.[1])

Für die allgemeine Orientierung über die relative Beeinträchtigung der Hörschärfe gibt uns die Bestimmung der Hördistanz für Flüstersprache, resp. wenn diese nicht mehr gehört wird, für Konversationssprache einen genügend verlässigen Mafsstab in Zahlen. Schon die besonders starke Herabsetzung des Gehörs für einzelne bestimmte und zwar bei den verschiedenen Ohrenerkrankungen für verschiedene Sprachlaute gibt uns eine Reihe von mehr oder weniger brauchbaren Anhaltspunkten für eine Lokalisierung der vorliegenden Erkrankung nicht nur entweder im mittleren oder im inneren Ohr, sondern auch für bestimmte Erkrankungsformen und genauere Lokalisierung derselben ebensowohl im Labyrinth als an einzelnen Stellen des Schallleitungsapparates.

Noch viel vollkommener aber wird unsere Einsicht in die einzelnen Formen der vorliegenden Störungen, wenn wir das gesamte Hörgebiet von seiner unteren bis zur oberen Grenze mit reinen Tönen durchprüfen und feststellen, wie viel von der kontinuierlichen Tonreihe total ausfällt und ferner, um wie viel

---

1) Vgl. Über die funktionelle Prüfung des menschlichen Gehörorgans von Prof. Bezold, Bd. 1, 1897 und Bd. 2, 1903. Verl. v. Bergmann in Wiesb.

die Hördauer für die zur Perzeption kommenden Stimmgabeln in den verschiedenen Höhenlagen partiell verkürzt ist.

Fügen wir zu diesen Prüfungen mit Sprache und Tonleiter in Luftleitung noch die Prüfung für verschiedene Höhenlagen mit Stimmgabeln in Knochenleitung, und vergleichen wir schliefslich die Ergebnisse der Prüfung auf diesen beiden Zuleitungswegen miteinander, so gewinnen wir bereits heute auf Grund vielfacher allenthalben mit Fleifs und Eifer angestellter und gesammelter praktischer Erfahrungen am kranken Ohre nicht nur ein gesichertes Urteil darüber, in welchem Hauptbezirk des Ohres, ob im leitenden oder perzipierenden Teil, die Veränderungen ihren ausschliefslichen oder teilweisen Sitz haben, sondern wir können auch nicht nur im Labyrinth, resp. in der Schnecke auf Grund des Vorhandenseins von Lücken, Inseln usw. auf das genaueste den Sitz der Erkrankung lokalisieren, sondern wir haben auch bereits eine Reihe von funktionellen Symptomenkomplexen kennen gelernt, welche sich durch Erfahrung für bestimmte Veränderungen und bestimmte Erkrankungsstellen am Schallleitungsapparat als charakteristisch erwiesen haben. Geben uns doch die einfachen Tubenprozesse, die Exsudate in der Paukenhöhle, die Fixation und Ankylose der Stapesfufsplatte, die schweren Zerstörungen mit Zerfall der Binnenmuskelsehnen bei phthisischer Mittelohreiterung usw. ganz verschiedene und wohl umgrenzte funktionelle Krankheitsbilder.

Jeder neue Baustein auf diesem immer mehr exakt werdenden physiologischen Forschungsgebiet ist von dauerndem Werte und kann uns Hekatomben von Tierversuchen ersparen, welche in bezug auf detaillierte Hörfunktion doch niemals ein verlässiges Resultat zu geben vermögen.

Zwischen die Schallleitungskette und das im endolymphatischen Raum der Schnecke eingeschlossene und auf der Basilarmembran ausgebreitete schallperzipierende Corti sche Organ ist die Flüssigkeitssäule des perilymphatischen Raumes eingeschaltet. Dieselbe beginnt mit der geräumigen, nach aufsen durch Steigbügelfufsplatte und Ligamentum annulare abgeschlossenen

Cisterna perilymphatica (Retzius) und erstreckt sich in der Schnecke durch die Scala vestibuli bis zum offenen Helikotrema hin und weiter durch die Scala tympani vom Helikotrema bis zur Membran des runden Fensters wieder zurück.

Nach der Weberschen Theorie, an deren Verlässigkeit wir seit ihrer mathematisch-physikalischen Begründung durch v. Helmholtz festhalten dürfen, müssen wir annehmen, daſs nicht nur Trommelfell und Gehörknöchelchen bei jeder Schallwellenverdichtung in der Luft eine Bewegung als Ganzes nach einwärts und bei jeder Verdünnung nach auswärts machen, sondern auch, daſs die ganze Labyrinthwassersäule, getragen von der In- und Exkursion der Steigbügelfuſsplatte, diese Bewegungen als Ganzes mitmacht.

Die Perilymphe des Labyrinths bildet somit das letzte Glied des Schallleitungsapparates für die mechanische Übertragung der Schallwellen auf den das Cortische Organ einschlieſsenden endolymphatischen Raum.

Da die perilymphatischen Räume durch den nach meinen labyrinth-manometrischen Untersuchungen für Flüssigkeit leicht passierbaren Aquäductus cochleae mit den subarachnoidealen Räumen frei kommunizieren[1]), so wird die gesamte Perilymphe des Labyrinths stets unter dem gleichen Druck stehen wie der Liquor cerebrospinalis.

Auf Grund der groſsen Gehörschärfe, welche dem normalen Ohre zukommt, hat bereits Riemann berechnet, daſs der Schallleitungsapparat Bewegungen von einer solchen Kleinheit noch exakt aus der Luft auf das Labyrinth überzutragen imstande sein muſs, daſs sie weit jenseits des von uns mikroskopisch Wahrnehmbaren liegen, und derselbe hält schon Temperaturdifferenzen innerhalb der Paukenhöhle für genügend, um die Exaktheit dieser Übertragungen zu stören. Spätere Untersuchungen haben ergeben, daſs diese Bewegungen noch viel kleiner sein müssen, als Riemann sie nach seiner Berechnung angenommen hat.

1) Vgl. »Über die funktionelle Prüfung des menschlichen Gehörorgans« Bd. 1, Abhandl. I »Experim. Untersuch. über den Schalleitungsapparat«.

Welche schweren Störungen dieser in seiner Empfindlichkeit wohl einzig dastehende mechanische Apparat erfahren mufs, wenn infolge einer Verletzung der Labyrinthkapsel ein teilweiser Ausflufs der Perilymphe stattgefunden hat, und durch zeitweises Absickern derselben immer erneute Druckschwankungen im Perilymphraum stattfinden, das läfst sich leicht schon a priori vorstellen. Für unsere genauere Einsicht in den Mechanismus des Schallleitungsapparates erscheint es also in hohem Grade wünschenswert, dafs jeder Fall von Verletzung der Labyrinthkapsel, bei dem Abflufs von Perilymphe stattfindet, einer genauen fortlaufenden Beobachtung nicht nur mit Rücksicht auf das statische im Labyrinth eingeschlossene Organ, sondern auch mit Rücksicht auf eine genaue Analyse der Hörfunktion unterzogen wird.

Die Gleichgewichtsstörungen und die durch sie hervorgerufenen reflektorischen Augenbewegungen, welche durch Eröffnung der Labyrinthkapsel hervorgerufen werden, haben seit der bekannten Beobachtung von Flourens ein Lieblingsobjekt für experimentelle Untersuchungen am Tiere gebildet; ebenso grofse Beachtung haben dieselben bei Labyrintheröffnungen am Menschen gefunden.

Wenn man die jüngst von Freitag[1]) zusammengestellte Kasuistik über operative Eröffnung des Labyrinths überschaut, so ergibt sich, wie oftmals in unserer operationsfreudigen Zeit sich dazu Gelegenheit geboten hat.

Auffällig kurz und unvollkommen sind fast durchgängig bei diesen zahlreichen Beobachtungsgelegenheiten die Berichte über das Verhalten des Gehörs vor und nach der Operation ausgefallen.

Freilich eignet sich die grofse Mehrzahl der Fälle nur sehr bedingt oder gar nicht für physiologische Schlüsse auf die Hörfunktion.

Denn erstens lag meist ein bereits mehr oder weniger durch die zur Operation führende Erkrankung geschädigtes oder bereits ganz aufser Funktion gesetztes Labyrinth vor. Für diese Fälle wäre wenigstens die einseitige Taubheit mit Bestimmtheit fest-

1) Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 51 S. 341.

zustellen gewesen, was nur ganz ausnahmsweise geschehen ist, obgleich die Prüfung der Hördauer mittels der kontinuierlichen Tonreihe in dieser Beziehung verlässige Resultate zu geben imstande gewesen wäre.

Zweitens sind die in Rede stehenden Fälle meist deshalb ungeeignet für unsern Zweck, weil die Operation sich gewöhnlich nicht auf eine einfache Eröffnung der Labyrinthkapsel beschränkte, sondern eine mehr oder weniger ausgedehnte Ausräumung ihres Inhaltes daran sich anschlofs, so dafs meist auch jedenfalls die endolymphatischen Räume mit eröffnet wurden.

Als brauchbarer hätte man wohl erwarten dürfen, dafs die zahlreichen Fälle von unbeabsichtigter Eröffnung eines oftmals mehr oder weniger intakten Labyrinths bei der Operation sich erwiesen hätten.

Ebenso hätte man einen mehr oder weniger verlässigen Aufschlufs von einer genauen funktionellen Analyse bei den Fällen von unkomplizierter Stichverletzung des Labyrinths erwarten dürfen, wie deren die Literatur eine gröfsere Anzahl aufweist.

Wie spärlich die Ergebnisse aus dieser grofsen Summe von Beobachtungsmöglichkeiten für Schlufsfolgerungen über die Rolle der perilymphatischen Wassersäule bei der Schallübertragung in Wirklichkeit ausgefallen sind, das möge eine Auslese der wichtigsten diesbezüglichen Fälle zeigen, welche ich in der Literatur vorgefunden habe.

Sowohl unter den durch zufällige Traumen, Stich etc. entstandenen als unter den operativ gewollten und nicht gewollten Labyrinthverletzungen findet sich eine grofse Zahl von Fällen, in denen die direkte oder indirekte Folge der Verletzung Taubheit war. Für alle diese Fälle dürfen wir wohl annehmen, dafs aufser der Eröffnung des perilymphatischen Raumes auch eine Verletzung des häutigen Labyrinths und damit Abflufs von Endolymphe, oder dafs eine Infektion mit nachfolgender Eiterung in den Labyrinthräumen stattgefunden hat. Sie müssen daher für unsere Betrachtung hier ausgeschieden werden.

So haben von den drei Stichverletzungen Henneberts, welche Politzer in seinem Lehrbuch anführt, zwei mit unheil-

barer Taubheit, einer mit Meningitis geendet. Ebenso blieb in dem von Delstanche[1]) gemeldeten Falle Taubheit zurück.

Ferner kommt bei den Stichverletzungen etc. in Betracht, dafs auch ein brüsker Stofs gegen die Gehörknöchelchen, welche bei allen durch den äufseren Gehörgang erfolgten Verletzungen wohl durchgängig betroffen worden sein müssen, schon für sich allein das ganze Bild schwerer Labyrintherscheinungen hervorzurufen vermag. Das ist zum wenigsten für einen Teil der Fälle anzunehmen, in denen ein Labyrinthwasserabflufs nicht stattfand oder nicht gemeldet ist.

In dem genau beschriebenen Falle von Stichverletzung mit einer Stricknadel, den Schwartze[2]) mitgeteilt hat, bestand 8 Tage lang reichlicher Ausflufs von Liquor cerebrospinalis. Schwartze selbst hält es aber für wahrscheinlich, dafs die schweren Erscheinungen hier auf eine Verletzung der Dura durch das Tegmen tympani, welche ihrerseits kaum ohne gleichzeitige Luxation der Schallleitungskette zustande kommen konnte, zurückzuführen waren. Die länger andauernden Temperaturerhebungen bis über 39° und die sonstigen schweren Allgemeinerscheinungen machen es nach unseren heutigen Erfahrungen wahrscheinlich, dafs hier aufserdem eine zur Heilung gekommene zirkumskripte Meningitis vorlag.

Die Hörprüfung ist für die damals zu Gebote stehenden Hörprüfungsmittel eine recht sorgfältige:

Am Tage nach der Verletzung wurde »die Taschenuhr weder beim Andrücken an die Ohrmuschel noch vom Warzenfortsatz gehört, dagegen wurde bei festem Verschlufs des gesunden rechten Ohres noch der Ton grofser Stimmgabeln (welcher Höhe?) nahe am Ohr gehört, auch richtig nachgesungen. Vom ganzen Schädel aus wurden alle Stimmgabeltöne (tiefe und hohe) allein nach dem verletzten Ohre gehört.«

Die Verletzung war von einer einige Minuten anhaltenden Ohnmacht gefolgt gewesen, und es stellten sich direkt hinterher

1) Therap. Monatshefte 1890.

2) Archiv f. Ohrenheilk. Bd. 17 S. 117.

hochgradige Schmerzen im Ohr und Kopf, Drehschwindel und Erbrechen ein.

Ein halbes Jahr später war der Hörbefund folgender:

»Uhr weder beim Andrücken an die Ohrmuschel noch vom Warzenfortsatz, alle Stimmgabeltöne vom ganzen Schädeldach überall nach links (dem verletzten Ohr) allein gehört. Patient versteht Flüstern durch Hörrohr nicht. *C* bei stärkerem Anschlag links gehört, wenn durch Resonator verstärkt. Hört höhere und höchste Töne links auffallend laut ohne Resonator.«

Schwartze bezeichnet diesen Befund wohl mit Recht als »einseitige Taubheit«.

In dem 1887 beobachteten Fall von Caifassi, welchen Gradenigo im Handbuch von Schwartze II,. 459 mitteilt, ist von einem Ausfluſs von Lymphe nichts bemerkt, und es blieb Taubheit für die Uhr zurück, während der Webersche Versuch ebenfalls dauernd ins verletzte Ohr lokalisiert wurde.

In dem von Kayser beschriebenen Falle[1]) war die 30jährige Patientin, nachdem sie sich eine Stricknadel ins linke Ohr gestoſsen hatte, zusammengestürzt. Beim Aufrichten trat heftiger Schwindel, gleichzeitiges Erbrechen und heftiges Ohrensausen ein. Aus dem Ohr war etwas Blut, später auch etwas Flüssigkeit ausgeflossen. Bei der Untersuchung nach 2 Tagen wurde Flüsterstimme links auf zwei Schritt gehört, Weber nach links, Rinne negativ. Im Bett Rotation der Gegenstände in der Frontalebene nach der Richtung des Uhrzeigers. Nystagmus und Doppelbilder. Nach 4 Wochen Schwindel nur mehr beim plötzlichen Aufrichten. Perforation im Trommelfell verschlossen, »das Hörvermögen gebessert, Weber unbestimmt, Rinne nicht mehr negativ, nur das Sausen besteht noch«.

Kayser glaubt, daſs »der hintere horizontale Kanal« von der Nadel getroffen worden war.

Die verhältnismäſsig geringe Herabsetzung der Hörweite, welche am zweiten Tage nach der Verletzung 2 m für Flüstersprache betrug, läſst es zweifelhaft erscheinen, ob in diesem

1) Monatsschr. f. Ohrenheilk. 1895, S. 271.

Falle wirklich eine Eröffnung des perilymphatischen Raumes vorlag. Der Abfluſs von etwas Flüssigkeit neben der Blutung ist nicht ärztlich beobachtet, sondern von der Kranken und nur direkt nach der Verletzung angegeben.

In dem Falle, welchen Brieger mitteilt[1]), floſs direkt nach einem Stoſs mit der Stricknadel durch den Gehörgang tief in das Ohr fortwährend Flüssigkeit aus dem Ohr, und Brieger konnte 24 Stunden nachher konstatieren, daſs aus einer im hinteren oberen Quadranten gelegenen Trommelfellperforation Flüssigkeit aussickerte, welche, so oft sie auch abgetupft wurde, immer wieder das Gesichtsfeld überströmte. Die Flüssigkeit war, im Reagenzglas aufgefangen, opaleszierend, sehr reich an Na Cl. Direkt nach der Verletzung war die Patientin schwindlich geworden und schlieſslich bewuſstlos zusammengesunken. Bei der Untersuchung von Brieger litt sie noch an starkem Schwindel und taumelte bei geschlossenen Augen in der Richtung des kranken Ohres. »Hörvermögen hier nur für laute Sprache erhalten; Knochenleitung aufgehoben; Stimmgabel vom Scheitel nach dem gesunden Ohr gehört . . . . Der Schwindel blieb in geringem Grade persistent. Die Hörfähigkeit hat sich nicht wesentlich gebessert.« Eine genauere Hörprüfung konnte später nicht mehr vorgenommen werden.

Nach der Lage der Perforationsstelle im Trommelfell kann, wie Brieger ausführt, die Stricknadel nur den Weg durch die Fenestra ovalis genommen haben.

In einem von Löhnberg mitgeteilten[2]) Fall hatte sich der 19jährige Patient beim Tanzen wahrscheinlich die Hutnadel einer Dame in das linke Ohr gestoſsen und stürzte unter dem Ruf »ich bin ins Ohr gestochen« ohnmächtig zusammen. Darauf heftiger Schwindel, Erbrechen, Sausen, Schmerzen im Ohr und Kopf und beim Gehen Abweichen nach der entgegengesetzten rechten Seite. Das Schwanken war in den nächsten Tagen so groſs, daſs er bei der Untersuchung nur mit Mühe auf dem Stuhl zu fixieren war. Schon als er nach Hause kam, hatte

1) Klinische Beiträge zur Ohrenheilk. 1896, S. 37.
2) Münch. med. Woch. 1900, S. 81.

seine Mutter geronnenes Blut »und Wasser« vor dem Ohr gefunden. Bei der Untersuchung von Löhnberg am 2. Tage fand sich noch Flüssigkeit im Gehörgang und eine stecknadelkopfgroſse Perforation im hinteren oberen Quadranten. Die zusehends aus dem Gehörgang abtropfende wasserhelle Flüssigkeit wurde aufgefangen und ergab die Reaktion von Liquor. Der wässerige Ausfluſs dauerte 10 Tage lang an. Puls war zeitweise bis auf 54 Schläge verlangsamt. Temperaturerhöhung bestand nie.

Eine genauere Hörprüfung wurde erst am 11. Tage nach der Verletzung gemacht.

Die *c*- und *C*-Stimmgabeln wurden vom Scheitel in das kranke linke Ohr gehört. Rinne links negativ. Uhr ad conch. am Knochen unsicher. Hörfeld lückenlos. Galtonpfeife bis zur normalen oberen Grenze. Flüsterstimme hohe Töne 3 m, tiefe 0,70 m.

Bei der letzten Untersuchung, 27 Tage nach dem Insult, hörte er Flüstersprache auf 9 m. Weber mit *C* nach links, mit *c* im Kopf. Rinne links negativ. Knochenleitung nicht verlängert, Uhr ad conch. Trommelfellöffnung vernarbt.

Löhnberg erklärt zwar auf Grund des Hörbefundes eine Verletzung des Labyrinths für unwahrscheinlich und nimmt ebenso wie Schwartze in seinem Falle eine Durchstoſsung des Tegmen tymp. an. Wie wir aber später an unserem Falle sehen werden, läſst die Wiederkehr eines relativ guten Hörvermögens eine zeitweise Öffnung der perilymphatischen Labyrinthräume nicht ausschlieſsen, welche ihrerseits durch die lange andauernden hochgradigen Gleichgewichtsstörungen sehr wahrscheinlich gemacht wird. Nach dem schlechten Gehör für die Uhr bei der Schluſsprüfung erscheint es auſserdem zweifelhaft, ob bei der Prüfung mit Flüstersprache das gesunde Ohr genügend fest verschlossen war.

Einen Fall von Messerstich mit Durchbohrung des rechten Trommelfells im hinteren oberen Quadranten und folgender Lähmung des N. facialis teilt Voſs mit.[1]) Die Erscheinungen

1) Charité-Ann. 1903, S. 382.

waren schwere, Sausen, Schwindel, Nystagmus, Erbrechen und Taubheit. Der Webersche Versuch wurde in das kranke Ohr lokalisiert, Rinne V. rechts negativ, Flüstersprache wurde nicht gehört. Erst am 4. Tage wurde am Gazestreifen im Gehörgang serös blutiger Ausflufs konstatiert. Am 13. Tage betrug die Hörweite für Flüstersprache wieder ½ m.

Passow[1]) erwähnt einen Fall von Verletzung durch einen Baumast, nach welcher mehrere Tage reichliches dünnes Sekret abflofs. Der Webersche Versuch wurde nach der gesunden Seite lokalisiert.

Gelegentlich einer auf dem internat. otologischen Kongrefs zu Brüssel[2]) mitgeteilten, auf ihre Richtigkeit dort mit Recht angezweifelten Beobachtung Cozzolinos von Eröffnung des Labyrinths vom runden Fenster aus durch einen Spitzbrenner erwähnt Pritchard einen Fall von Nadelverletzung des Labyrinths mit starkem Serumausflufs und vollständigem Verlust des Gehörs, während Delstanche einen Fall erwähnte, in dem es nicht zur Taubheit kam.

Die erste Beobachtung der physiologischen Folgen von operativer Verletzung des Labyrinths stammt von Schwartze.[3])

Als derselbe bei einem Falle von Caries im Mittelohr mit eburnisiertem Warzenteil das Antrum in einer Tiefe von 2,5 cm nicht fand, drang er mit einem Bohrer noch um ½ cm tiefer vor, bis er das deutliche Gefühl hatte, in einen Hohlraum gekommen zu sein. »Ein eigentümliches Knirschen beim Eindringen des Bohrers, welches jeder kennt, der anatomisch die knöcherne Labyrinthhöhle häufiger bearbeitet hat«, erweckte bei ihm die Befürchtung, mit der Spitze des Bohrers in die Labyrinthhöhle eingedrungen zu sein.

Beim Erwachen aus der Narkose war komplette Fazialisparalyse vorhanden. Der Kranke klagte über Schwindel und erbrach bei jeder Bewegung des Kopfes; beim Aufrichten bekam

1) Verletzungen des Gehörorgans, S. 124.
2) Ref. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 19 S. 291.
3) Archiv f. Ohrenheilk. Bd. 12 S. 125.

er gleichzeitig heftigen Kreisschwindel; nur bei absolut ruhiger Lage auf dem Rücken und Hinterkopf und bei geschlossenen Augen war ihm sein Zustand erträglich.

Noch am 12. Tage konnte er nur am Stock gehen und fühlte sich schwindlich wie ein Betrunkener.

Das Ohr ist bereits vor der Operation als taub bezeichnet und hat die Uhr beim Andrücken nicht gehört. Die Stimmgabel »C« klang jedoch vom Scheitel in das kranke Ohr.

Nach der Operation gab der Patient bestimmt und wiederholt, auch bei späterer Kontrolle, an, sie vom Scheitel nicht mehr ins kranke sondern ins gesunde Ohr zu hören.

Bei der 4 Wochen nach der Operation gemachten Sektion, nachdem eine gleichzeitige Thrombophlebitis zum Tode geführt hatte, fand sich die operative Öffnung im Vestibulum dicht oberhalb des Foramen ovale. Der Vorhof enthielt ebenso wie der bei der Sektion von oben eröffnete obere halbzirkelförmige Kanal frischen Eiter. Die Schnecke dagegen war nur mäſsig hyperämisch und enthielt (wenigstens makroskopisch) keinen Eiter.

Dieser Fall interessiert uns besonders wegen seines Verhaltens beim Weberschen Versuch, der allein noch auf eine Spur von Gehör vor der Operation und auf das Verschwinden derselben nach der Operation hingedeutet hat, obgleich bei der Sektion in der Schnecke auſser mäſsiger Hyperämie wenigstens makroskopisch Veränderungen nicht sichtbar waren.

Die gröſste Zahl von operativen Bogengangverletzungen hat Jansen gesehen. Er führt nicht weniger als 13 Fälle auf.[1])

Im folgenden habe ich seinen Mitteilungen alles entnommen und übersichtlich zusammengestellt, was sich darin über Gehör und Gleichgewichtsstörungen nach erfolgter Labyrinthverletzung findet.

Fall 1. Eröffnung des linken unteren Bogengangs. Darauf Nystagmus beim Blick nach rechts. Schon vor der Operation Schwindel, Übelkeit, Erbrechen. Bei der Sektion (7 Tage post. oper.) im unteren Bogengang bräunliche Flüssigkeit. Cochlea und oberer Gang hyperämisch. Keine Hörprüfung.

1) Archiv f. Ohrenheilk. Bd. 45 S. 199.

Fall 2. Unterer Bogengang eröffnet. Das darauffolgende Verhalten des Gehörs und Gleichgewichts anscheinend wegen Bewufstseinsstörung nicht festgestellt.

Fall 3. Eröffnung des rechten unteren Bogengangs. Erst 5 Tage nach der Operation ist heftiger Nystagmus beim Blick nach links gemeldet. Schwindel und Erbrechen schon vor der Operation. Über das Gehör keine Notiz.

Fall 4. Bei einer früheren Operation vorausgegangene Verletzung des oberen Bogengangs mit folgender Fazialisparalyse und vierwöchentlicher Schwindel. Bei radikaler Blofslegung fand Jansen eine tief eingezogene Knochennarbe des Bogengangs. A nicht lateralisiert, A per Luft 0, c^4 sehr stark herabgesetzt. (Also anscheinend Taubheit).

Fall 5 hat nach einer vierten anderwärts am Ohr ausgeführten Operation komplette Fazialislähmung, Tagelang starkes Erbrechen und andauernder Schwindel.

Fall 6. Linker horizontaler Bogengang weit eröffnet. Darauf heftiger Schwindel und Erbrechen. Nystagmus beim Blick nach rechts, der nach 6 Wochen noch besteht. 20 Tage nach der Operation Läuten im Ohr. A ins andere Ohr gehört. (Also nach dem Weberschen Versuch Taubheit.)

Fall 7. Bei der Radikaloperation »springt die vordere Kapsel des vorderen Schenkels vom horizontalen Bogengang ab, anscheinend ohne Eröffnung des häutigen Kanals«. Darnach kein Nystagmus, kein Schwindel, keine Gehörsverschlechterung, sondern später Besserung. (Nach allen unseren sonstigen Beobachtungen ist man berechtigt, hier an einer penetrierenden Verletzung der Labyrinthkapsel zu zweifeln.)

Fall 8. Rechts akutes Empyem des Warzenfortsatzes. Nach der Operation komplette dauernde Fazialislähmung, viel Schwindel, Übelkeit, Sausen. Nach 10 Monaten noch recht unsicherer Gang. Über Hörvermögen und Nystagmus nichts notiert.

Fall 9. Linker horizontaler Bogengang eröffnet. Erbrechen, leichter Nystagmus beim Blick nach links, nach einigen Tagen verschwunden. (Hörvermögen nicht notiert.)

Fall 10. Linker horizontaler Bogengang »angeschlagen«. Schwindel und Erbrechen schon vor der Operation. Nach derselben heftiger Drehschwindel, Gang unsicher. Leichter rotatorischer Nystagmus bei Blick geradeaus und nach rechts. Klingen. C ins kranke Ohr, wie vor der Operation.

Fall 11. Eröffnung des rechten horizontalen Bogengangs. Darnach Schwindel, Erbrechen, unsicherer Gang. Leichter Nystagmus beim Blick nach links. Nach der Heilung Flüstersprache 30 cm. »19«. C ins kranke Ohr.

Fall 12. Rechter horizontaler Bogengang »angeschlagen«. Darnach Übelkeit und Erbrechen, die schon vorher vorhanden waren verstärkt, unsicherer Gang. Nystagmus beim Blick nach links. Flüstersprache 1—$1^1/_2$ m. A etwas gehört, vom Scheitel nicht lateralisiert, e^4 stark herabgesetzt.

Fall 13. Linker horizontaler Bogengang in oberflächlicher Narkose »angeschlagen« mit gleichzeitig erfolgender Brechbewegung. Nach der Operation leichter Nystagmus beim Blick nach rechts und leichter Schwindel. Später Trompeten im Ohr. Bei einer Nachoperation fand Jansen den Defekt im Bogengang stark vergröſsert. Vor der Operation Flüstersprache $3^1/_2$—7 m, nach der Operation 20 cm. »3«. A nach der Operation ins linke, später ins rechte Ohr gehört.

Ein Überblick über diese 13 Fälle Jansens zeigt, daſs trotz ihrer groſsen Zahl die Ausbeute für physiologische Schluſsfolgerungen aus denselben — insbesondere was den Einfluſs der Labyrinthkapselverletzung auf die Hörfunktion betrifft — eine ganz unbefriedigende ist.

In 6 Fällen (1, 2, 3, 5, 8 und 9) fehlt überhaupt jede Notiz über das Gehör sowohl vor als nach der Operation. In einem Fall (10) erfahren wir nur, daſs C ebenso wie vor der Operation ins kranke Ohr gehört wurde. In einem Fall (7) hat sich das Gehör für Flüstersprache überhaupt nicht verschlechtert, so daſs wir an einer Verletzung der Labyrinthkapsel, wenigstens mit folgendem Abfluſs von Lymphe zu zweifeln voll berechtigt sind. Einmal (Fall 11) erfahren wir nur das Gehör nach der Heilung (30 cm für Flüstersprache und C ins kranke). Einmal (Fall 12)

ist das Mifsverhältnis zwischen Ton- und Sprachgehör ein so in die Augen springendes, dafs wir bei der Prüfung der Sprache an einem genügenden Abschlufs des anderen Ohres zweifeln müssen. Zweimal (Fall 4 und 6) ist anscheinend Taubheit nach der Verletzung eingetreten. Nur im letzten Fall (13) wird der Grad der Hörverschlechterung nach der Operation von Flüstersprache $3^1/_2$—7 m auf 20 cm angegeben. A wurde hier nach der Operation anfangs ins kranke, später ins andere Ohr verlegt.

Einheitlicher sind die Erscheinungen von seiten des statischen Organs ausgefallen, welche mit denjenigen, die experimentell an Tieren und bei frischen entzündlichen Labyrintherkrankungen und Verletzungen am Menschen regelmäfsig zu beobachten sind, im ganzen übereinstimmen. Von Interesse ist hier namentlich der einheitliche Befund von Nystagmus in allen Fällen, in welchen Jansen denselben verfolgt. Jn allen Fällen bis auf einen (9) war er nach der dem kranken Ohre entgegengesetzten Seite gerichtet. In diesem einen Ausnahmsfall waren die Erscheinungen (Nystagmus und Erbrechen) nur leicht und rasch vorübergehend, so dafs möglicherweise hier gar keine Bogengangverletzung vorlag, deren sichere Konstatierung lediglich bei der Operation ja immer eine prekäre Sache ist.

Die Zusammenstellung der obigen Fälle von Labyrinthverletzungen aus der Literatur erscheint trotz ihrer Unvollständigkeit genügend, um zu zeigen, wie selten sich hier die Bedingungen vereinigen, um über die physiologischen Wirkungen des Abflusses von Perilymphe aus einem intakten Labyrinth ein klares Bild zu gewinnen.

Auch der von mir beobachtete Fall, welcher zu den obigen Erörterungen Anlafs gegeben hat, ist keineswegs nach allen Richtungen einwandfrei. Immerhin liegen die Verhältnisse hier so ungewöhnlich günstig, dafs sie mir einer eingehenderen Besprechung wohl wert erscheinen.

Krankengeschichte.

Der jetzt 28jährige Schlosser Xaver H. wurde bereits vor 14 Jahren (am 29. XII. 1891) dem otiatrischen Ambulatorium

von der chirurgischen Klinik mit einem oberhalb der rechten Crista temporalis eröffneten subperiostealen Abszefs und Kopfschmerzen ohne Temperaturerhöhung zugewiesen. Die im rechten Ohr bestehende fötide Otorrhöe datierte vielleicht von einer in der Kindheit von ihm überstandenen Diphtherie.

Die Untersuchung des rechten Ohres ergab bei sonst erhaltenem Trommelfell eine die Gegend der Membrana Shrapnelli einnehmende Perforation, durch welche die gekrümmte Sonde sich hoch hinaufschieben liefs. Mittels Injektion durch das Paukenröhrchen konnten aus der Öffnung gröfsere Mengen fötider Epidermismassen entfernt werden, ohne dafs dabei Schwindel entstand. Flüstersprache wurde damals auf 50 cm gehört.

Auf der anderen Seite sind Trommelfell und Hörweite normal.

Bei der am nächsten Tage von mir gemachten Totalaufmeifselung fand sich nach Ablösung des Periostes in der Fossa mastoidea eine stark vertiefte Stelle. Schon der erste Meifselschlag auf dieselbe eröffnete eine umfangreiche mit weifsen Epidermisschalen ausgekleidete Höhle, die sich nach abwärts über den ganzen Warzenfortsatz und nach aufwärts bis über die Crista temporalis erstreckte. Die Höhle wurde breit eröffnet und auch die hintere obere knöcherne Gehörgangswand bis zur Paukenhöhle entfernt. Die Sonde fand nach allen Seiten an der mit Cholesteatommassen ausgekleideten und nur an wenigen Stellen mit Granulationen besetzten Innenfläche der Höhle knöchernen Widerstand.

Am 19. II. 1892 war die Höhle rückwärts geschlossen; am 22. III. hatte auch die Sekretion aus dem Gehörgang aufgehört.

Bis zum Jahre 1897 war die Höhle meist trocken geblieben. Von da an bildeten sich wieder gröfsere Epidermismassen in der Höhle, welche den Abflufs von Eiter hinderten, so dafs unter der Narbe des Warzenteils eine fluktuierende Ansammlung entstand.

Am 17. XII. 1897 wurde daher die Höhle durch Spaltung der Narbe wieder eröffnet, welche sich in der ursprünglichen Gröfse erhalten hatte, und ein dreieckiger Gehörgangslappen gebildet.

Diesmal wurde die Höhle wegen ihres grofsen Umfangs von rückwärts dauernd offen erhalten. Am 8. II. 1898 war die Höhle trocken. Das Eingangslumen behielt seit der Heilung einen ungefähren Durchmesser von 1 cm.

Von da an mufsten nur in gröfseren Zeiträumen der Epidermis aufgetrocknete Borken aus der Höhle entfernt werden, welche gewöhnlich mitsamt der oberflächlichen Epidermisschichte durch Zug mit der Pinzette sich ablösen liefsen.

Von Anfang 1902 bis 12. XII. 1905 blieb er aus der Behandlung weg. Die Höhle fand sich wieder mit einer gröfseren äufserlich trockenen Borke ausgekleidet, welche unter etwas stärkerem Zug im ganzen extrahiert wurde.

Daran schlofs sich geringe Sekretion an und stellte sich etwas Schwindel ein.

Am 19. XII. 1905 betrug die Hörweite für Flüstersprache $3^1/_2$ m (»55«). Geringe Sekretion. In der Gegend des horizontalen Bogengangs findet sich eine flache Wucherung. Bei Berührung dieser Gegend entsteht starker horizontaler Nystagmus (nach welcher Richtung ist nicht verzeichnet).

Da sich die Wucherung vergröfserte und sich als flache breit aufsitzende halbbohnengrofse Erhebung über den Boden des Aditus bis zum stehengebliebenen Gehörgangssporn ausbreitete, wurde sie am 29. XII. mit der Schlinge von mir abgetragen, wobei sich für die Schlinge kein gröfserer Widerstand ergab. Sowohl bei der Berührung der Wucherung als sofort nach ihrer Abtragung trat starker Schwindel auf.

Patient konnte nach der Abtragung nur mit Mühe nach Hause kommen und mufste mehrmals erbrechen. Schwindelerscheinungen und Erbrechen sowie allgemeines Unbehagen nahmen zu Hause derart zu, dafs er sich zu Bette legen mufste. Patient kann nur auf der kranken Seite liegen und es besteht heftiger Nystagmus nach beiden Blickrichtungen.

Das Gehör hat sehr bedeutend abgenommen, und *a'* wird per Luftleitung nur 15 Sek. (normal 90 Sek.) lang gehört.

Die heftigen Erscheinungen hielten noch am Vormittag des nächsten Tages an. Von da nahm der Schwindel ab und hörte das Erbrechen auf.

Am 2. I. 06 konnte er wieder in das Ambulatorium kommen. Gang etwas unsicher. Schwindel geringer, aber noch vorhanden. Kein Nystagmus, auch nicht beim Abtupfen der Stelle, an der die Wucherung gesessen hatte.

Der Ausfluſs besteht fort und ist auffällig wässerig geworden, so daſs die in die Höhle eingebrachte Watte immer vollständig mit Flüssigkeit durchtränkt ist.

Die Hörweite ist bis auf Flüstersprache unsicher herabgesunken, und zwar wird „7“ nicht, „6“ und „4“ unsicher, „2“, „3“, „5“, „8“, „9“, „100“ auf 3—4 cm perzipiert.

Links beträgt die Hörweite für Flüstersprache 9 m und mehr.

Eine genauere Funktionsprüfung (3. I. 06) ergab:

Untere Tongrenze } rechts d / links 16 v. d und mehr.

Obere Tongrenze im Galtonpfeifchen } rechts 2,4 / links 0,5.

A vom Scheitel ins rechte Ohr + 21 Sek.

a' » » » » » + 7 »

Rinne V. mit a' } rechts — 8 / links + 22.

Hördauer für die unbelasteten Gabeln der kontinuierlichen Tonreihe:

	Links		Rechts
E_{-1}	—	E_{-1}	110 = 49 %
C	—	C	110 = 46 »
c	—	c	130 = 77 »
c^{I}	15 = 5 %	c^{I}	230 = 84 »
c^{II}	40 = 18 »	c^{II}	170 = 76 »
g^{II}	45 = 21 »	g^{II}	185 = 87 »
c^{III}	55 = 39 »	c^{III}	125 = 88 »
g^{III}	40 = 44 »	g^{III}	85 = 93 »
c^{IV}	20 = 40 »	c^{IV}	49 = 100 »
g^{IV}	7 = 47 »	g^{IV}	17 = 100 »
c^{V}	3 = 38 »	c^{V}	8 = 100 »

Das Hörrelief des rechten Ohres ist auf der Tafel III in Fig. 1 dargestellt. Die heller schraffierten Ordinatenstrecken sind die Prozente der Hördauer für die einzelnen Stimmgabeln, der dunkler schraffierte Teil derselben entspricht den nach der Schwingungsamplitude berechneten wirklichen Hörwerten.[1])

Bis zum 5. I. 06 wird die Sekretion etwas geringer. Subjektiv ist noch etwas Schwindelgefühl vorhanden. An der Stelle der Abtragung und nach vorwärts davon etwas Borke, Blutextravasat und Wucherung.

Am 12. I. 06 werden der Hammer und Ambofs deutlich sichtbar, welche mit einem hinteren und unteren Reste des Trommelfells erhalten geblieben sind. Bei Berührung mit der Sonde fühlen sich die Gehörknöchelchen auffällig beweglich an, wobei kein Schwindel entsteht.

Erst am 26. I. 06 ist der Schwindel ganz verschwunden.

Am 10. II. ist die Höhle trocken. Das Gehör für Flüstersprache ist noch gleich schlecht. Bei Berührung des Knochens in der Gegend der früheren Wucherung entsteht heute wieder Schwindel.

Ende Februar beträgt die Hörweite für Flüstersprache ca. 15 cm und steigt im März bis auf 30 cm.

Die letzte genaue Hörprüfung wurde am 23. IV. 06 vorgenommen und ergab folgenden Befund:

Flüstersprache	$^{1}/_{2}$ m	für	die	Zahl	5
	$1^{1}/_{2}$	»	»	»	9
	3	»	»	»	4
	6	»	»	»	7
	7	»	»	»	6
	8	»	»	»	3
	9	»	»	»	8.

Untere Tongrenze	rechts C
	links 16 v. d und mehr.
Obere Tongrenze	rechts 2,2
	links 0,4.

1) Vgl. »Bestimmung der Hörschärfe nach richtigen Proportionen«. »Über die funktionelle Prüfung des menschl. Gehörorgans« Bd. 2 S. 125.

A vom Scheitel ins rechte Ohr + 9
a' » » » » » + 8.

Rinne V. mit a' { rechts — 9 / links + 23.

Hördauer für die unbelasteten Gabeln der kontinuierlichen Tonreihe:

Rechts		Links	
E^{-1}	—	E_{-1}	210 = 93 %
C	20 = 8 %	C	240 = 100 »
c	13 = 8 »	c	168 = 100 »
c^{I}	55 = 20 »	c^{I}	242 = 89 »
c^{II}	75 = 34 »	c^{II}	210 = 94 »
g^{II}	116 = 55 »	g^{II}	198 = 93 »
c^{III}	87 = 61 »	c^{III}	147 = 100 »
g^{III}	85 = 93 »	g^{III}	95 = 100 »
c^{IV}	46 = 94 »	c^{IV}	50 = 100 »
g^{IV}	16 = 94 »	g^{IV}	17 = 100 »
c^{V}	9 = 87 »	c^{V}	8 = 100 »

Das Hörrelief des rechten Ohres ist auf der Tafel III in Fig. 2 dargestellt.

Bei der letzten Kontrolle, Ende Mai, war die Höhle trocken und bestand kein Schwindel mehr. Auch bei Abtupfen in der Gegend des horizontalen Bogenganges war derselbe nicht mehr zu erzeugen.

Epikrise.

In der umfangreichen, durch das Cholesteatom gebildeten Höhle fand sich am 19. XII. 05 in der Gegend des horizontalen Halbkanals eine flache Wucherung, bei deren Berührung mit der Sonde starker horizontaler Nystagmus auftrat. Wir gehen wohl nicht fehl, wenn wir diese Erscheinung, welche wir ja nicht selten bei offenliegenden Cholesteatomhöhlen auch neben relativ gutem Gehör beobachten können, auf eine Usur lediglich in der Knochenwand des horizontalen Bogenganges bei intaktem Endost desselben zurückführen.

In unserem Fall erstreckte sich nun die Wucherung über das Endost des Bogenganges, und bei der Abtragung derselben am 29. XII. nehme ich an, daſs eine Öffnung in dem letzteren

entstanden ist. Das wird in hohem Grade wahrscheinlich durch das sofortige Auftreten heftiger Gleichgewichtsstörungen, Nystagmus und andauernden Erbrechens, sowie durch die unmittelbar folgende starke bis nahe an die Grenze der Taubheit reichende Schwerhörigkeit in einem kurze Zeit vorher Flüstersprache noch auf $3^1/_2$ m hörenden Ohre. Die starke, wässerige Absonderung ohne schwerere entzündliche Erscheinungen in den darauffolgenden Tagen einerseits und die später wiederkehrende, relativ gute Hörweite anderseits legen den Schlufs nahe, dafs die plötzliche starke Hörverminderung ebenso wie die schweren Gleichgewichtsstörungen lediglich als Folge eines länger dauernden Absickerns von Perilymphe zu betrachten sind.[1])

Wenn diese Deutung richtig ist, so bietet uns der 4 Tage nach der Abtragung der Wucherung am 3. I. 06, zur Zeit als noch die wässerige Sekretion bestand, aufgenommene Hörbefund ein klares Bild für die Hörstörungen, welche durch Abflufs von Perilymphe hervorgerufen werden.

Wir dürfen uns nicht vorstellen, dafs durch das Absickern irgendein Teil des perilymphatischen Raumes von Flüssigkeit wirklich entleert wird, so dafs an ihre Stelle etwa Luftblasen durch die Öffnung eintreten würden. Dazu bleibt die Öffnung im Kanal bei dessen kleinem Lumen, mag sie auf irgend einem Wege entstanden sein, immer zu klein, und die Kanalwände werden immer durch ihre kapillare Attraktion genügend Flüssigkeit für ihre Ausfüllung zurückbehalten.

Wohl aber wird eine Druckverminderung allenthalben an den Wänden des perilymphatischen Raumes zustande kommen, welche erstens das ganze häutige Labyrinth von Druck entlastet, und durch Saugwirkung vielleicht zu stärkerer Füllung des letzteren mit Flüssigkeit führt; zweitens aber den Druck aufhebt, welchen in der Norm die perilymphatische Flüssigkeit auf die Fufsplatte des Stapes mit dem Ligamentum annulare und auf die Membran des runden Fensters ausübt.

1) Denkbar wäre nur noch, dafs bei der Abtragung der Wucherung aufserdem noch eine Zerrung an den Gehörknöchelchen stattgefunden hätte, wofür jedoch die Leichtigkeit, mit der dieselbe erfolgte, nicht spricht.

Welche Gehörsstörungen durch eine Druckentlastung und konsekutive stärkere Flüssigkeitsfüllung des häutigen Labyrinths, speziell des Ductus spiralis mit dem Cortischen Organ hervorgerufen werden, darüber wird es schwer sein, sich a priori eine Vorstellung zu bilden.

Dagegen führt uns die Druckentlastung an der Innenseite der Labyrinthfenster — wenigstens was die Fenestra ovalis betrifft — auf ein bereits wohldurchforschtes Feld.

Der normale intralabyrinthäre Druck bildet einen der verschiedenen antagonistischen Faktoren, welche die Schallleitungskette in ihrem auſserordentlich labilen Gleichgewicht erhalten, das wir bei normaler Hörfunktion als vorhanden voraussetzen müssen. Bei Aufhebung des Druckes auf der Innenfläche der Stapesfuſsplatte gewinnt der M. tensor tympani das Übergewicht über den M. stapedius und drängt die Platte nach einwärts, wodurch das Ligamentum annulare gespannt und unbeweglicher wird.

Das gleiche Endresultat haben aber eine ganze Reihe von pathologischen Vorgängen am Schallleitungsapparat, welche uns wohl bekannt sind, vom einfachen Krampf des M. tensor und der traumatischen Trommelfellruptur bis zur Stapesankylose.

Für alle diese Vorgänge hat uns die tausendfältige Krankenbeobachtung eine stets wiederkehrende Trias von funktionellen Störungen kennen gelehrt, d. i.:

erstens eine mit der zunehmenden Fixation des Apparates wachsende Verkürzung für die Perzeption am unteren Ende der Tonskala,

zweitens eine Verlängerung der Knochenleitung (Schwabachscher Versuch), welche bei einseitiger Affektion auch durch den Weberschen Versuch zum Ausdruck gelangt, und

drittens ein Überwiegen der Knochenleitung über die Luftleitung, wie es beim Rinneschen Versuch zutage tritt.

Alle diese Symptome sind in unserem Fall in ausgesprochenstem Maſse vorhanden:

Bei der Untersuchung, 4 Tage nach der Verletzung, ist in dem kurz vorher noch Flüstersprache auf $3^1/_2$ m hörenden Ohre die untere Tongrenze bis auf *d* heraufgerückt, d. i. so hoch, wie

wir es sonst nur bei der Stapesankylose stark vorgeschrittener Otoskleroseфälle finden.

Die Knochenleitung vom Scheitel ist stark verlängert und zwar besonders für die tiefere Stimmgabel *A* (+ 21 Sek.) aber auch für die höhere Stimmgabel *a'* (+ 7 Sek.).

Der Rinnesche Versuch mit *a'* auf dem kranken Ohre ist ausgesprochen negativ (— 8 gegen + 22 des linken gesunden Ohres).

Dagegen findet sich an der oberen Tongrenze eine nur mäßsige Einschränkung (auf 2,4 gegen 0,5 der anderen normalen Seite), welche nur wenig von derjenigen (2,2) abweicht, die nach der späteren Wiederkehr des Hörvermögens konstatiert wird und den vorliegenden alten Mittelohrveränderungen entspricht.

Die hochgradige Verbesserung der Knochenleitung einerseits und die geringe Einschränkung an der oberen Hörgrenze anderseits beweisen uns, dafs die Entlastung der endolymphatischen Räume durch Abflufs von Perilymphe das Cortische Organ selbst in seiner Funktion nicht nachweisbar beeinträchtigt.

Das Hörvermögen für die Flüstersprache entspricht auf dem Höhestadium der Funktionsstörung (am 2. I. 06) ungefähr dem scheinbaren Gehör bei einseitiger Taubheit.

Auch das am nächsten Tage aufgenommene Relief der Hördauer für die Tonreihe verhält sich nicht wesentlich anders als dasjenige eines tauben Ohres bei intaktem Hörvermögen des anderen.

Wenn wir das scheinbare Hörvermögen, welches Wanner bei Verwendung der neuen stark tönenden Edelmannschen Tonreihe als Durchschnitt von 6 einseitigen Tauben mit normalem anderen Ohr gewonnen hat (s. Taf. Fig. 3)[1]), vergleichen mit dem ebenfalls auf der Tafel graphisch dargestellten Hörrelief unseres Falles vom 3. I. 06. so sind die Hördauern für die obersten drei gemessenen Stimmgabeln c^4, g^4 und c^5 sogar kürzer ausgefallen als im Wannerschen Durchschnittsrelief für das taube Ohr.

1) Dieses Relief wurde von Wanner auf der XII. Vers. der deutsch. Otol. Ges. zu Wiesbaden 1903 vorgelegt und demonstriert.

Nur die Hördauer für die Stimmgabeln c" und c"' überschreitet etwas diejenige auf Wanners Tafel.

Wir dürfen aber bei der Beurteilung der Hörreliefs niemals vergessen, daſs ihr Ausfall sehr abhängig ist von einem recht vollkommenen Anschlag der einzelnen Stimmgabeln, welcher erst durch mehrjährige Übung erlernt wird. Abweichungen von 5—10% sind, wenn die Untersuchung nicht bei vollkommener Ruhe stattfindet, auch für den Geübten unvermeidlich. Dazu kommt noch ferner der Grad von Aufmerksamkeit, welche der Patient aufzuwenden imstande ist. Wir können nicht erwarten und verlangen, daſs ein Schwerkranker, wie unser Patient mit seinen heftigen Schwindelerscheinungen, in gleicher Geduld dieser ermüdenden, lange dauernden Prüfung folgt, wie ein Gesunder. Das läſst sich leicht nachweisen durch die Prüfung eines gesunden Ohres bei normalem und gestörtem Allgemeinbefinden. In unserem Falle haben wir den direkten Beweis für diese starke Beeinflussung in den oben mitgeteilten Hördauern des andern gesunden Ohres, welche beide Male sowohl am 3. I. 06, als am 23. IV. 06 mit aufgenommen wurden. Während nämlich das letztaufgenommene Relief des gesunden Ohres durchschnittlich nur um wenige Prozent unter der Norm zurückgeblieben ist, zeigte das auf der Höhe der Erkrankung aufgenommene, trotz normalen Hörvermögens für Flüstersprache für die meisten Stimmgabeln mehr oder weniger bedeutende Verkürzungen, welche bei den zwei tiefsten am schwersten zu prüfenden Stimmgabeln sogar etwas mehr als die Hälfte ihrer normalen Hördauer betrug.

Ebensowenig wie das Hörrelief vom 3. I. 06 unterscheidet sich aber auſserdem auch die an diesem Tage gefundene untere und obere Tongrenze, welche ja mit voller Zuverlässigkeit auch bei einem Schwerkranken festzustellen sind, von derjenigen, wie sie bei einseitig taubem Ohr sich findet: die untere, in unserm Fall *d*, ist ganz die gleiche, wie sie Wanner bei der Hälfte seiner einseitig Tauben gefunden hat. Die obere schwankte bei Wanners Fällen zwischen 2,7 und 3,6 im Galtonpfeifchen, bei dem unsrigen betrug sie 2,4. Die hohen Töne lassen sich ja nur sehr unvollkommen vom andern normalhörenden Ohre abschlieſsen.

So sehen wir, dafs weder die Prüfung mit der Sprache noch das Hörrelief, noch die untere und obere Hörgrenze für die Tonskala bei einfachem Abflufs der Perilymphe aus dem Labyrinth eine sichere Unterscheidung von einer wirklichen Zerstörung des Nervenendapparates im Labyrinth möglich machen würden.

Dagegen findet sich sowohl in unserm Fall als in einer Reihe der obigen aus der Literatur zusammengestellten Fälle, in welchen später Gehör wiedergekehrt ist, ein Moment, welches uns verlässigen Aufschlufs darüber zu geben imstande ist, dafs der Nervenapparat noch funktioniert, d. i. die stark ausgesprochene Verlängerung der Knochenleitung, insbesondere für die tiefen (in unserem Fall $A + 21$ Sek.), aber auch für die höheren Töne ($a' + 7$ Sek.), welche es auch bedingt, dafs hier der Webersche Versuch in das kranke Ohr klingt.

Sobald sich dieses Verhältnis für Knochenleitungsdauern und Weberschen Versuch umkehrt, wie in dem oben angeführten Schwartzeschen Fall, dürfen wir annehmen, dafs wirkliche Zerstörungen im Labyrinth vorliegen.

Auch von dem funktionellen Bild weit vorgeschrittener Otosklerose, mit welchem sonst unser Befund nach Abflufs von Perilymphe grofse Ahnlichkeit hat, läfst er sich unterscheiden, nämlich dadurch, dafs die Verlängerung in Knochenleitung sich auch über den oberen Teil der Tonskala (a') herauferstreckt, welcher Ton bei Sklerose im Endstadium regelmäfsig stärker verkürzt oder gar nicht mehr vom Knochen aus gehört wird. Ebenso finden wir in diesem Stadium der Sklerose die obere Tongrenze meist bedeutend stärker eingeengt und nicht so selten auch Lücken innerhalb der noch vorhandenen Hörstrecke im Galtonpfeifchen. Durch ein kontinuierliches oder herdweises Fortschreiten des Knochenprozesses in der Labyrinthkapsel auf die basale Windung der Schnecke im späteren Verlauf der Otosklerose werden uns diese Hördefekte wohl verständlich.

Die Hörweite fing bei unserem Fall im zweiten Monat wieder an zu steigen und erreichte bis zum vierten Monat ungefähr den Grad, welcher vor der Verletzung vorhanden war.

Der am 23. IV. 06 aufgenommene Hörbefund unterscheidet sich in keiner Beziehung von demjenigen, wie wir ihn bei Residuen von Mittelohreiterung mit teilweiser Zerstörung des Trommelfells z. B. bei Perforation der Membrana Shrapnelli vorfinden.

Die untere Tongrenze war wieder bis zu *C* heruntergerückt. Von da hob sich die Hördauer sukzessive umsomehr, je höher man in der Skala heraufsteigt, so dafs von g''' nach aufwärts die Defekte nur mehr unbedeutend sind. Die obere Tongrenze war auf 2,2 im Galton gestiegen (s. Relief 2 der Tafel).

Auch in unserem Falle lag ja ursprünglich, als er vor 14 Jahren in Behandlung trat, eine Perforation der Membrana Shrapnelli vor. Die Radikaloperation hat am Schallleitungsapparat selbst nichts wesentliches geändert, denn die Gehörknöchelchen waren bei der Operation geschont worden.

Die bleibenden funktionellen Störungen in diesem Fall erklären sich teils durch Ausfall von Bändern am Schallleitungsapparat, so beispielsweise des Ligamentum mallei superius (denn Hammer- und Ambofskörper liegen frei in der Höhle), teils durch Neubildung von Synechieen und Verdickung seiner Weichteilbekleidung.

Was schliefslich die Erscheinungen von seiten des statischen Organes in unserem Falle betrifft, so will ich auf dieselben hier nicht näher eingehen, da sie sich von denen, welche bei der Mehrzahl der Labyrinthverletzungen beobachtet sind, nicht wesentlich unterscheiden.

Wiederholt habe ich die Andeutung dieser Erscheinungen am Lebenden experimentell erzeugen können dadurch, dafs ich bei ausgedehnter Perforation in der Membrana Shrapnelli den freiliegenden horizontalen Bogengang mit der nach aufwärts gebogenen watteumwickelten Sonde berührte. Dabei scheinen sich dem Kranken die Gegenstände vom gesunden gegen das kranke Ohr zu drehen, und er hat die Neigung, nach der gesunden Seite zu fallen; unangenehm stark wird der Schwindel, wenn der Kranke während des Druckes mit der Sonde nach der gesunden Seite blickt. Alle diese Symptome müssen als Reizerscheinungen

von seiten des betroffenen horizontalen Bogengangs aufgefafst werden. Sie sind auch die Ursache, warum diese Kranken, wie auch der unsrige, während des Anfalls nur auf der kranken Seite liegen können. Ich verweise in dieser Beziehung auf die anschauliche Schilderung, welche Kümmel in seinem Fall 2 von Bogengangsverletzung gegeben hat.[1])

1) Über infektiöse Labyrintherkrankungen. Zeitschr. f. klin. Med. Bd. 55 S. 380.

Über den Einflufs des Winterschlafes auf die Schilddrüse.

Von

Dr. Jul. Peiser,

ehem. Assistent am Institut.

(Aus dem physiologischen Institut zu Breslau.)

Untersuchungen über den Einflufs von Schilddrüsenzufuhr auf das Schilddrüsenorgan hatte ich den Gedanken zugrunde gelegt, ein Bild der Schilddrüse im Zustande der Ruhe oder wenigstens der verminderten Tätigkeit zu gewinnen. Da das Resultat den Erwartungen nicht entsprach, wenn es auch pathologisch-physiologisch einiges Interessante bot, so suchte ich mein Ziel nunmehr auf rein physiologisch-biologischem Wege zu erreichen. Da die Schilddrüse mit dem Stoffwechsel aufs engste verknüpft ist, so ist anzunehmen, dafs eine allgemeine Herabsetzung des Stoffwechsels auch die Tätigkeit der Schilddrüse beschränken und in diesem Sinne ihre histologische Struktur beeinflussen könnte. So müfste der Winterschlaf Gelegenheit bieten, ein Bild der Schilddrüse im Zustande verminderter Tätigkeit zu gewinnen. Von diesem Gedankengang aus untersuchte ich die Schilddrüse der Fledermaus am Ende des Winterschlafs.

Technik.

Zur mikroskopischen Untersuchung habe ich frische Präparate nicht angefertigt; denn einerseits wollte ich die ohnehin kleinen Drüsen der Versuchstiere durch Wegnahme eines Stückes nicht noch weiter verkleinern,

anderseits kam es mir hauptsächlich auf die relativen Verhältnisse an, auf die Veränderungen im histologischen Bilde der Schilddrüse der Versuchstiere im Vergleich zu dem des technisch übereinstimmend behandelten Organs der Kontrolltiere; dabei war ich bestrebt, möglichst dünne Schnitte zu erlangen. Deshalb wählte ich die Paraffineinbettung. Zur Fixierung diente meist eine in der Wärme gesättigte Lösung von Sublimat in 0,5 proz. Kochsalzlösung mit 5 proz. Essigsäurezusatz.

Nach der Fixierung wurden die Präparate gewässert, in steigendem Alkohol gehärtet und nach Übertragung in Alkohol-Xylol, Xylol und Xylol-Paraffin in Paraffin vom Schmelzpunkt 56—58° C eingebettet. Endlich wurden die Schilddrüsen in Schnittserien von 3—4 μ Dicke zerlegt.

Gefärbt habe ich die Präparate meist mit van Giesonscher Lösung nach Vorfärbung mit Ehrlichs Hämatoxylin, wobei eine schöne Kontrastfärbung erzielt wird. Ernst[1]) hält die van Giesonsche Methode für eine spezifische Färbung zur Erkennung des Kolloids und setzt sie etwa neben die Weigertsche Fibrinfärbungsmethode. Demgegenüber muſs ich betonen, daſs in einzelnen Präparaten ohne ersichtlichen Grund gelegentlich einmal das Kolloid in einem Follikel die Pikrinsäurefärbung nicht annimmt, während ringsherum alles Kolloid gelb oder orange gefärbt erscheint. Andere Autoren haben diese Beobachtung auch erwähnt, ohne eine befriedigende Erklärung geben zu können. Sicherlich ist hierfür die Deutung im Chemismus des Kolloids in dem betreffenden Follikel zu suchen, da, in Serienschnitten erkennbar, stets der gesamte Follikel die Sonderstellung einnimmt. — Bei der van Giesonfärbung richtete ich mich im wesentlichen nach den Angaben Möllers.[2])

Beobachtungen.

Da die Schilddrüse der Fledermaus im Sommer histologisch nichts spezifisch Neues gegenüber den Schilddrüsen anderer Tiere darbietet, vgl. Abbildung I, so erübrigt sich hier eine genauere Beschreibung ihrer Struktur. Die Schilddrüse der Fledermaus am Ende des Winterschlafs bot ein abweichendes Bild (vgl. Abbildung II). Zunächst fiel auf, daſs eine sehr groſse Zahl von Follikeln des Kolloids gänzlich entbehrte und die übrigen Follikel nur zentral Kolloidkerne enthielten.

Die Erklärung dieses seltsamen Befundes läſst zwei Möglichkeiten zu. Man könnte zunächst daran denken, daſs das intra-

---

1) Ernst, Über Hyalin, insbesondere seine Beziehung zum Kolloid. Virchows Archiv 1892, S. 130.

2) Möller, Bemerkungen zur van Giesonfärbung. Zeitschr. f. wissenschaftl. Mikrosk. 1898.

follikuläre Kolloid einfach bei der technischen Behandlung der Präparate herausgefallen wäre; dies kommt ja gelegentlich vor, dürfte jedoch im vorliegenden Falle, nach dem Gesamteindruck der Präparate zu schliefsen, keine wesentliche Rolle spielen. Als zweite Möglichkeit wäre ins Auge zu fassen, es handle sich bei den »leeren« Follikeln — im mikroskopischen Schnittpräparat — um periphere Kalottenschnitte des Follikels, welche nur deswegen sich leer darbieten, weil bei der Fixierung das intrafollikuläre Kolloid sich bis ins Zentrum der Follikel retrahiert habe. Dafür spricht nun wirklich der Charakter des intrafollikulären Kolloids, soweit dasselbe vorhanden ist. Dieses erscheint nämlich sehr derb und hat sich ziemlich genau, selten



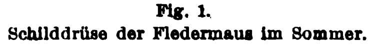


Fig. 1.
Schilddrüse der Fledermaus im Sommer.



Fig. 2.
Schilddrüse der Fledermaus am Ende des Winterschlafes.

mit ansitzenden Vakuolen, ins Zentrum der Follikelringe zurückgezogen. In der Tat ist auf Serienschnitten zu verfolgen, dafs in der Regel, wenn in dem einen Schnitt in einem Follikel kein Kolloid enthalten ist, in demselben Follikel in späteren Schnitten sich Kolloid vorfindet. Die Auffassung, es handle sich bei den leeren Follikelringen nur um Kalottenschnitte, ist also zweifellos für eine grofse Anzahl der Fälle berechtigt. Ich fasse den Vorgang der Kolloidverminderung folgendermafsen auf: Im Laufe des Winterschlafs ist mehr Kolloid abgeführt als neugebildet worden, infolgedessen hat gegen Ende des Winterschlafs das intrafollikuläre Kolloid an Konzentration erheblich eingebüfst und ist auf Grund dessen unter dem Einflufs der Fixierung und Här-

tung zu einem zentralen Kern zusammengeschrumpft. Kalottenschnitte erscheinen demnach leer.

Im übrigen färbte sich das intrafollikuläre Kolloid, soweit es vorhanden war, bei van Giesonfärbung orange bis gelb und machte den Eindruck der Homogenität. Geformte Elemente waren darin nicht suspendiert.

Die Gröfse der Follikel war ebenso verschieden wie in der Schilddrüse der Sommerfledermaus, der Maximaldurchmesser betrug etwa 40 μ.

Die Follikelepithelzellen waren auffallend niedrig. Ihre Höhe hielt sich zwischen 1 und 2 μ. Eine seitliche Begrenzung war nicht festzustellen. Das Protoplasma war auffallend zart, oft nur schattenhaft angedeutet. Ein Übergang von Zellleib in intrafollikuläres Kolloid war nicht anzutreffen; an einer einzigen Stelle nur vermochte ich einen winzigen Schmelzungsherd festzustellen.

Die Zellkerne waren im Verhältnis zu den Zellen sehr grofs, derart, dafs sie oft die Zellgrenze nach dem Follikellumen verdrängten. Ihre Höhe betrug 1,5—2,5 μ, ihre Breite 3,5—6,5 μ. Sie hatten sich also der Abflachung der Zellen durch Querausziehung angepafst. Nach den Gröfsenzahlen wie nach dem Bilde zu urteilen, schienen die Kerne im ganzen etwas kleiner zu sein als bei der Sommerschilddrüse. Vielleicht ist auch dieser Unterschied zum Winterschlaf in Beziehung zu setzen.

Zwischen den Follikeln waren auch in der Winterschlafschilddrüse blutgefüllte Kapillaren wahrzunehmen, dagegen wurde hier vergebens nach einer dem Kolloid gleichenden Masse gesucht.

Das geschilderte Bild der Schilddrüse der Fledermaus am Ende ihres Winterschlafes habe ich in dieser extremen Form leider nur ein einziges Mal zu Gesicht bekommen; ich verfüge jedoch über Beobachtungen an 4 anderen Fledermäusen, welche die Berechtigung gewähren, das oben skizzierte Bild der Winterschlafschilddrüse nicht als gelegentlichen Zufallsbefund, sondern als den Ausdruck des Extrems eines sich regelmäfsig abspielenden Vorgangs aufzufassen. Die 4 Fledermäuse hatte ich den

Winter über in einer Kiste im Institut gehalten, sie waren jedoch nicht in eigentlichen Winterschlaf verfallen. Im Verlaufe des Februar tötete ich sie. Das histologische Bild ihrer Schilddrüsen ähnelte mehr dem der extremen Winterschlafschilddrüse als dem der Sommerschilddrüse: Die Gröſse der Follikel war die gleiche wie bei der Sommer- und Winterschlafschilddrüse. Das Kolloid, welches extrafollikulär nirgends zu finden war, war intrafollikulär stark, meist zum Zentrum des Follikels retrahiert und derb homogen, zeigte wenig Vakuolen. Nicht wenige Follikel entbehrten des Kolloids völlig. Das Epithel war niedrig, etwa 2 μ hoch, das Protoplasma auffallend zart, Kolloidzellen gelangten nicht zur Wahrnehmung. Die Kerne waren meist liegend oval bis rund. Schmelzungsherde sah ich nicht.

Somit läſst sich der Unterschied zwischen der Winterschlaf und der Sommerschilddrüse folgendermaſsen präzisieren:

	Winterschlaf	Sommer
Kolloid	wenig	reichlich
Epithel	platt	kubisch
Protoplasma . .	zart	körnig
Kern	häufiger liegend	häuf. rund u. stehend
Kolloidzellen . .	keine	zuweilen
Schmelzungen . .	verschwindend	vorhanden

Mit dem Bilde der Fledermausschilddrüse am Ende des Winters in einer gewissen Hinsicht übereinstimmend war das Bild der Schilddrüse eines Igels, den ich gleichfalls im Februar getötet hatte. Der Igel war ebenfalls nicht in tieferen Winterschlaf gefallen, obwohl er den ganzen Winter über in kalten Räumen in einer mit Laub gefüllten Kiste gehalten worden war. Er hatte zusammengerollt vom 22. Oktober bis 20. Februar in einem Winkel der Kiste gelegen und nichts gefressen. Sein Gewicht war in dieser Zeit von 650 auf 470 g gesunken.[1])

1) Bei der Sektion schlug das Herz noch einige Minuten nach Herausnahme auf dem Teller.

Die Schilddrüse dieses Igels bot nun einen recht auffälligen Befund. Das Lumen der einzelnen Follikel war kleiner als das der Follikel einer Igelschilddrüse im Sommer; das interfollikuläre Epithel war reichlicher. Die Follikel waren sämtlich leer. Nur spärliche Reste von Kolloid hafteten hie und da an der Kuppe der Follikelepithelien. Es handelte sich hier weder um Herausfallen von Kolloid noch um Kalottenschnitte partiell gefüllter Follikel.

Der Charakter der äufserst spärlichen, nur in sehr wenigen Follikeln sich findenden, faserigen Kolloidreste liefs nur die eine Deutung zu, dafs mehr Kolloid abgeführt als neu gebildet war, und dafs das noch vorhandene Kolloid sehr schwache Konzentration besitzen mufste. Bei dieser Annahme ist auch die Verkleinerung des Follikellumens verständlich; meist sahen die Follikel wie zusammengedrückt aus, als ob der Aufsendruck den Innendruck überwöge.

Das Follikelepithel war kubisch, sehr häufig sogar zylindrisch. Es stand dies im Gegensatz zur Igelschilddrüse im Sommer, wo das Epithel niedrig war. Ich glaube, dafs nicht funktioneller, sondern Altersunterschied diesen Gegensatz erklärt.

Das Protoplasma der Epithelien war feinkörnig, Kolloidzellen liefsen sich nicht unterscheiden. Die Kerne waren, dem hohen Zellleibe entsprechend, stehende Bläschen und liefsen Chromatinstruktur deutlich erkennen. Extrafollikulär war Kolloid nicht wahrzunehmen.

Für die Schilddrüse winterschlafender Tiere ist daher charakteristisch die Verminderung des Kolloids. Da während des Winterschlafs infolge Einschränkung des Gesamtstoffwechsels die Abfuhr des Kolloids aus der Drüse wohl gleichfalls herabgesetzt ist, so folgt aus der auffallenden Verminderung des Kolloids in der Schilddrüse eine Abnahme der sekretorischen Tätigkeit der Follikelepithelien, zumal innerhalb der Zellen nichts beobachtet werden konnte, was für Sekretbildung hätte angesprochen werden können.

Die Zahl meiner Winterschlafschilddrüsen ist gering, allein das Wesentliche ihrer Eigentümlichkeit glaube ich dennoch aus ihnen entnehmen zu können:

> Die Schilddrüse eines Tieres am Ende seines Winterschlafes bietet das nach Individuum und Art wechselnde Bild ihres Zustandes verminderter Tätigkeit.

Statik der Membranmanometer und der Lufttransmission.

Von

O. Frank und **J. Petter.**

(Aus dem physiologischen Institut zu Giefsen.)

Zu einer vollständigen Theorie der Instrumente, bei denen die Kräfte oder die Deformationen, die verzeichnet werden sollen, auf eine elastische Membran wirken, also der Membran- oder Federmanometer auf der einen und der Mareyschen Kapsel auf der anderen Seite, gehört eine Analyse der Deformationen, welche die Membran unter der Einwirkung dieser Kräfte erfährt, also eine Kenntnis der Elastizitätsbeziehungen der Membran.

So viel wir sehen können, ist dieses Problem bis jetzt nur in der »Kritik der elastischen Manometer«[1]) in Angriff genommen worden. Bei der damaligen Untersuchung lag der Schwerpunkt in der Aufklärung der Dynamik dieser Instrumente. Die Statik wurde nur nebensächlich behandelt und brauchte nicht genauer berücksichtigt zu werden, weil sie bei der Kritik der Instrumente, die dort untersucht wurden, eine geringere Rolle spielt. Es hat sich hier um die Frage gehandelt: Welche dynamische Leistung hat man von einem Manometer zu erwarten, das einen durch den Versuch ermittelten Elastizitätskoeffizienten hat, unter Berücksichtigung der in den Verbindungs-

1) Zeitschr. f. Biol. Bd. 45 S. 445.

röhren der Manometer enthaltenen besonders definierten Masse, die bei den Bewegungen ins Spiel tritt?

Als Elastizitätskoeffizienten mufste naturgemäfs für diese Analyse der Quotient aus dem einwirkenden Druck und dem Volumen, um das sich bei diesem Druck die Membran ausbaucht, definiert werden. Er wurde mit E' bezeichnet.

Wie dieser Elastizitätskoeffizient aus den elastischen Eigenschaften der Membran abgeleitet werden kann, war zunächst eine nebensächliche Frage. Nur die Frage, welche Form die Membran unter der Einwirkung eines hydrostatischen Druckes annimmt, wurde mehr gelegentlich aufgeworfen. Aus den Versuchsergebnissen konnte gefolgert werden, dafs von den in Erwägung gezogenen Formen, der Elastizitätskurve, der Form, wie sie eine gleichmäfsig belastete Platte aus festem Material, wie Stahl u. dgl. annimmt, der Kugelkalotte, wie für gewöhnlich die Form einer durch Druck ausgedehnten Membran aufgefafst wird, oder einem Paraboloid, die letztere am ersten in Betracht zu ziehen ist.

Gegen die Annahme einer Deformation in Gestalt der Elastizitätskurve sprachen die Versuche. Für die Bevorzugung des Paraboloids vor der Kalotte waren wesentlich rechnerische Zweckmäfsigkeitsgründe mafsgebend. Alle weiteren Rechnungen werden einfacher, wenn man annimmt, dafs sich die Membran zu einem Paraboloid deformiert, während der Unterschied der Ergebnisse der Rechnungen, die unter der Annahme einer Kalotte oder eines Paraboloids gemacht werden, verschwindet, wenn es sich nur um geringe Deformationen handelt. Innere Gründe für diese Annahme konnten nicht gegeben werden.[1])

Eine zwingende Notwendigkeit, über diesen Versuch hinaus eine Analyse der Elastizitätsbeziehungen anzubahnen, lag damals nicht vor. Für die Bestimmung der mechanischen Systeme, die hauptsächlich in der »Kritik« behandelt wurden, desjenigen elastischen Manometers, bei dem als Masse nur die in den Röhrenverbindungen befindliche Flüssigkeit in Betracht kommt, also im wesentlichen der »optischen Manometer«, war nur die Bestimmung des Elastizitätskoeffizienten E' erforderlich. Bei den

1) s. »Kritik« S. 498—503.

Hebelinstrumenten genügt der Elastizitätskoeffizient nicht mehr zur Charakteristik des Systems. Wie schon in der »Kritik« S. 531 hervorgehoben worden ist, haben die Massenkräfte, die von den auf der Membran befestigten Massen des Stiftes, des Spiegels oder des Hebels bei ihrer Bewegung erzeugt werden, andere Angriffspunkte als die von der Flüssigkeit erzeugten. Während die letzteren in Form eines gleichmäfsig über die ganze Membran verteilten hydrostatischen Druckes wirken, greifen sie nur an der auf der Mitte der Membran befestigten Platte an. Es wurde schon in der »Kritik« S. 534 das Verhältnis der durch diese Kräfte erzeugten Deformationen zu den durch einen hydrostatischen Druck bewirkten beleuchtet. Aber da hier direkte Experimente überhaupt noch nicht vorlagen und die theoretischen Betrachtungen sich nur auf ganz oberflächlich mit diesen Verhältnissen übereinstimmende Erscheinungen bei festen Platten stützen konnten, konnte man nur zu sehr vagen Vorstellungen über die Gröfse dieser Deformationen gelangen. Alle diese Beziehungen müssen vollständig neu experimentell und theoretisch untersucht werden, will man zu einer vollständigen Kenntnis der Leistungen der Membraninstrumente gelangen. Es erscheint von vornherein zweckmäfsig, einen neuen Elastizitätskoeffizienten zu definieren, der die Beziehungen zwischen dem Ausschlag der Membran und den auf die Platte wirkenden Kräften bestimmt. Wir nennen ihn η. Er ist für die Bewegungen der Membran und der mit ihr verbundenen Stifte, Spiegel oder Hebel allein ohne die Mitwirkung einer Flüssigkeitsmasse die charakteristische Elastizitätskonstante. Die Eigenbewegungen derartiger einfacher Systeme werden dann nur noch durch die reduzierte Masse (»Kritik« S. 553 Gl. 28) bestimmt.

Bei der Analyse der Instrumente, die in der »Kritik« durchgeführt worden ist, ist es auch gelungen, solche Systeme zu behandeln, bei denen in den Röhrenverbindungen elastische Faktoren wirksam sind, sei es in Gestalt elastischer Schlauchverbindungen oder in Form von Luft wie bei dem Lufttransmissionsverfahren. Die Analyse konnte so gestaltet werden, dafs die elastischen Faktoren in die Konstante der Masse einbezogen

wurden. Es wurden also bei der mathematischen Behandlung die elastischen Konstanten des Manometers nicht beeinflufst gedacht von den elastischen Verhältnissen der Röhrenverbindungen. In der »Kritik« wurden aber nur Systeme in Betracht gezogen, die, wie die elastischen Manometer, in offener Verbindung mit einem Röhrensystem stehen, in dem die zu registrierenden Drucke wirken. Die Form, in der das Lufttransmissionsverfahren für gewöhnlich angewendet wird, entspricht nicht diesem einfachen mechanischen System. Die Bewegungen der Brust werden gewöhnlich so aufgeschrieben, dafs man einen Trichter auf die Wand aufsetzt und diesen Trichter durch einen Schlauch mit einer Mareyschen Kapsel verbindet. Die Übertragung der Bewegungen der Sphygmographenpelotte auf die Schreibtrommel geschieht gewöhnlich dadurch, dafs man die Pelotte auf die Platte einer weiteren Mareyschen Kapsel wirken läfst. Auch hier ist, wie in dem vorher erwähnten Fall, das mechanische System nicht offen, sondern es ist im ersten Fall durch die Brustwand bzw. durch die Luft in dem Trichterraum, im zweiten Fall durch die zweite Mareysche Kapsel abgeschlossen. Es sind also im allgemeinen elastische Kräfte, die hier an dem Ende des Röhrensystems geweckt werden. Es hat sich nun bei der theoretischen Behandlung dieses Falles, über die wir später noch berichten werden, gezeigt, dafs man hier den Elastizitätsfaktor leicht in den Ausdruck für die Eigenschwingungsdauer der Massen in dem System einbeziehen kann, wenn es sich um ein Registrierinstrument handelt, bei dem, wie im allgemeinen bei den optischen Registrierinstrumenten, die mit der Membran verbundenen Massen des Stiftes Spiegels, nur geringfügig gegenüber den Massen der Flüssigkeit in den Röhrenverbindungen sind. Es war nur nötig, den elastischen Widerstand, den die Bewegung der Flüssigkeit an dem Ende der Röhre findet, in ähnlicher Weise zu bestimmen wie den Elastizitätskoeffizienten E' der Membran.

Einen ganz neuen und den allgemeinsten Fall erhalten wir aber in dem mechanischen System, bei dem die Röhre ebenso durch einen elastischen Widerstand abgeschlossen ist, bei dem aber mit der Membran Massen von beträchtlicher Gröfse ver-

bunden sind, wie es z. B. bei der gewöhnlichen Mareyschen Hebelkapsel der Fall ist. Hier kommen wir mit dem Elastizitätskoeffizienten η (s. oben S. 491) nicht mehr aus. Die Kraft, die auf die Platte der Membran wirken mufs, um sie um eine gewisse Strecke zu bewegen, mufs gröfser sein als in dem Fall, dafs das System offen ist. Der Elastizitätskoeffizient, der diese elastische Beziehung bestimmt, mufs also gröfser sein als in dem letzteren Fall. Wir nennen ihn η_g bei geschlossenem System im Gegensatz zu dem η_0 bei offenem System. Durch ihn allein und die reduzierte Masse des Hebels wird die Bewegung eines Systems charakterisiert, das aus einer Membran und dem mit ihr verbundenen Hebel besteht, während die Membran durch einen elastischen Hohlraum rückwärts abgeschlossen ist. Die Eigenschwingungen dieses Systems sind kürzer als die Eigenschwingungen einer mit den gleichen Massen offen in einem Luftraum schwingenden Membran.

Man sieht aus dem soeben Gesagten, dafs zur vollständigen Behandlung einiger wichtiger Registrierinstrumente, des Lufttransmissionsverfahrens und des elastischen Hebelmanometers, die in der Kritik noch nicht durchgeführt worden ist, ferner zur genauen Kenntnis der Grenzen der Leistungen der optischen Manometer eine grofse Reihe neuer Beobachtungen und Überlegungen erforderlich war. In der Klarstellung dieser Beziehungen sahen wir unsere Aufgabe, über deren Lösung in dieser Abhandlung berichtet werden soll. Als wir sie in Angriff nahmen, begannen wir mit der experimentellen Untersuchung. Sie lieferte uns eine Reihe wertvoller Tatsachen, die zu einer tabellarischen Übersicht über die Bestimmungsgröfsen der mechanischen Systeme genügt haben. Die Übersicht wurde uns sehr erleichtert durch den Vergleich der Ergebnisse der experimentellen Untersuchung mit den Verhältnissen bei dem Kolbenmanometer, dessen Theorie als die einfachste von allen diesen Instrumenten bereits vollkommen entwickelt ist.[1])

Aber die Fülle der Tatsachen, die so erschlossen war, war doch noch zu bedeutend, als dafs hier die einfache Analogie

1) Zeitschr. f. Biol. Bd. 45 S. 464.

genügt hätte, um sie klarer übersehen zu lassen. Das Bedürfnis nach einer strengeren Analyse wuchs im Laufe der Untersuchung mehr und mehr. Die experimentelle Untersuchung hatte für die Entwicklung der theoretischen Analyse den grofsen Vorteil gebracht, dafs eine Reihe von Voraussetzungen, die man sonst als gültig hätte betrachten können, ausgeschlossen wurde. Auf diese Tatsachen aufbauend, konnte man schliefslich eine nach unserer Überzeugung vollständige Theorie entwerfen, vollständig als mechanisch-technische Analyse, die bei dieser ganzen Betrachtung von vornherein allein einen Erfolg versprechen konnte. Die Folgerungen der Theorie konnten sofort durch die bereits vorliegenden Ergebnisse der experimentellen Untersuchung verifiziert werden. Aber natürlich wurden durch die theoretischen Entwicklungen und ihre Folgerungen neue Ausblicke eröffnet. So haben wir, nachdem die Theorie entwickelt worden war, noch eine Reihe von Versuchen angestellt zur direkten Prüfung der durch die Theorie geforderten Beziehungen. Wir hielten es dagegen nicht für notwendig, da wir bei unserer ganzen Untersuchung doch im wesentlichen praktische Zwecke verfolgten, die alten Prüfungen und Versuche einer Revision nach der durch die Schöpfung der Theorie neu geschaffenen Lage zu unterziehen. Es ist selbstverständlich, dafs eine Reihe der experimentellen Beweise eleganter ausgefallen wäre, wenn wir diese ausgeführt hätten. Aber um zu zeigen, dafs man sich auf die Theorie unbedingt verlassen kann, leisten auch die früheren Versuche, die wir in dieser Abhandlung anführen wollen, genügende Dienste.

An die Entwicklung der Theorie schliefsen wir die Besprechung der Versuche, die zum Beweise der Gültigkeit der Analyse dienen, dann diskutieren wir die Bedeutung der einzelnen Gröfsen. Wir schliefsen dann noch die Betrachtungen über die Empfindlichkeit der Instrumente an, die sich nach der Theorie ergeben. Während die Empfindlichkeit der elastischen Manometer sehr einfach zu definieren und zu bestimmen ist, sind die Schwierigkeiten zur Bestimmung der Empfindlichkeit bei den verschiedenen Formen, in denen das Lufttransmissionsverfahren

zur Anwendung kommt, nicht unbeträchtlich. Die allgemeinen Beziehungen werden wir im Anschlufs an die Entwicklung der Theorie in dieser Abhandlung geben, während wir uns die spezielle Untersuchung bei den einzelnen Instrumenten für später vorbehalten.

I. Theorie der Deformationen der Membran.

(Von **Otto Frank**.)

Die wesentliche Voraussetzung, die der allgemeinen Theorie zugrunde liegt, ist die, dafs durch die deformierenden Kräfte die schon vorher in der Membran bestehenden Spannungen nicht wesentlich verändert werden. Wie S. 506 der »Kritik« durch im wesentlichen auf Versuche aufgebaute Betrachtungen gezeigt worden ist, mufs die Membran mit starker Spannung auf die Kapsel aufgespannt werden, wenn der Ausschlag für einen bestimmten Druckzuwachs gleichmäfsig sein soll. Die Überlegungen, die dort angestellt worden waren, haben sich nur zum Teil als stichhaltig erwiesen, wie im folgenden noch eingehend gezeigt werden soll. Aber die Forderung, dafs die Membran stark gespannt sein soll, ist auch durch unsere neuen Versuche und Überlegungen gerechtfertigt worden.

Die Deformationen werden bezogen auf ein Koordinatensystem, dessen Anfangspunkt der Mittelpunkt der Membran ist. Die x-Richtung verläuft radiär von diesem Punkt in der Ebene der undeformierten Membran, die y-Richtung senkrecht dazu.

a) Deformation der Membran unter der Einwirkung eines hydrostatischen Druckes.

Durch die Einwirkung der deformierenden Kräfte krümmt sich die vorher eben ausgespannte Membran. Die Grundidee aller folgenden Entwicklungen ist nun die, dafs sich an der Peripherie eines kreisförmigen Membranstückes von dem beliebigen Radius x die nach der kleinen Deformation unveränderte Spannung S ins Gleichgewicht setzt mit der auf das kreisförmige Stück senkrecht ausgeübten Kraft, entweder dem hydrostatischen Druck oder einem Gewicht, das auf das Zentrum der Membran

bzw. auf eine mit ihr verbundenen Platte wirkt. Wir betrachten zunächst die Einwirkung des hydrostatischen Druckes.

Die gesamte Spannung an der Peripherie des kreisförmigen Stückes beträgt $S \cdot 2\,x\,\pi$, wenn mit S die auf die Längenheit der Peripherie ausgeübte Spannung (Dimension $m\,t^{-2}$) bezeichnet wird. Diese Spannung wirkt aber nicht in der Richtung der senkrecht gegen die Membran gerichteten äufseren Kraft, d. h. in der y-Richtung, sondern in diese Richtung fällt nur die entsprechende Projektion, die man erhält, wenn man den obigen Ausdruck mit dem Sinus des Winkels zwischen x-Achse und der Tangente der medianen Schnittkurve in dem Punkte x, y multipliziert. Den Sinus kann man, da nur sehr kleine Deformationen behandelt werden sollen, gleich der trigonometrischen Tangente des Winkels setzen. Diese wiederum ergibt sich aus dem Differentialquotient der Schnittkurve.

Die Kraft, die auf das kreisförmige Stück der Membran vom Radius x wirkt, ist in unserem Fall gleich $x^2\,\pi \cdot p$.

So erhält man folgende Differentialgleichung für die Deformation der Membran unter der Einwirkung eines hydrostatischen Druckes.

$$-\frac{dy}{dx} \cdot S \cdot 2\,x\,\pi = x^2\,\pi \cdot p \quad . \quad . \quad (1)$$

Setzt man fest, dafs die Membran auf eine Trommel von dem Radius r aufgespannt sein soll, so ergibt die Integration:

$$y = \frac{p}{S}\,\frac{r^2 - x^2}{4} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (2)$$

Die Form der Membran, die sie unter der Einwirkung hydrostatischen Druckes annimmt, ist also tatsächlich, wie schon in der »Kritik«, teilweise aus Zweckmäfsigkeitsgründen, angenommen worden war, ein Paraboloid.

Ist ein mittlerer Teil der Membran von dem Radius ϱ starr, wie dann, wenn auf die Membran eine feste Platte aufgeklebt ist, so erfährt die Membran dieselbe Deformation; die Mitte der Membran entfernt sich aber bei einem bestimmten Druck nicht mehr so weit aus der Gleichgewichtslage. Die Platte schneidet gewissermafsen ein Segment von dem Paraboloid ab. Wir er-

halten für diese Entfernung der Membranmitte von der Gleichgewichtslage oder für den »Ausschlag« der Membran den Wert

$$f = \frac{p}{S} \cdot \frac{r^2 - \varrho^2}{4} = \gamma \quad \ldots \ldots \ldots (3)$$

als Folgerung der obigen Gleichung.

Führen wir das Verhältnis der Radien der Platte und der Trommel ein, das »Radienverhältnis« δ, so erhalten wir den Wert:

$$f = \frac{p}{S} \frac{r^2 (1 - \delta^2)}{4} \quad \ldots \ldots \ldots (3a)$$

Es zeigt sich also, dafs der Ausschlag der Membran für einen bestimmten hydrostatischen Druck oder die »Druckempfindlichkeit« eines Manometers f/p proportional dem Quadrat des Durchmessers der Trommel ist.

b) Berechnung von E'.

E' ist nach unserer Definition gleich $\frac{p}{V}$. Es ist also das Volum der Ausbauchung der Membran zu bestimmen. Es ergibt sich aus den Formeln (3) zu:

$$V = \frac{p}{S} \cdot \frac{\pi}{8} r^4 (1 - \delta^4) \quad \ldots \ldots \ldots (4)$$

Danach erhalten wir einen Elastizitätskoeffizienten:

$$E' = S \cdot \frac{8}{r^4 (1 - \delta^4) \pi} \quad \ldots \ldots \ldots (5)$$

c) Die Deformation der Membran durch eine zentrisch auf die Membran oder die Platte wirkende Einzellast P.

Die analog wie vorher entwickelte Differentialgleichung lautet:

$$-\frac{dy}{dx} \cdot S \cdot 2 x \pi = P \quad \ldots \ldots \ldots (6)$$

Ist die Membran auf einer Trommel von dem Radius r aufgespannt, so ergibt die Integration:

$$y = \frac{P}{2 S \pi} l \left(\frac{r}{x}\right) \quad \ldots \ldots \ldots (7)$$

d. h. die Schnittkurve der deformierten Membran ist eine logarithmische Kurve.

Der Ausschlag der Membran wird zu

$$f = \frac{P}{2\,S\,\pi}\, l\left(\frac{1}{\delta}\right) \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (8)$$

ist also unabhängig von dem Durchmesser der Trommel und unter sonst gleichen Bedingungen nur von dem Radienverhältnis abhängig.

Nicht uninteressant ist es, dafs, wenn das Radienverhältnis 0 wird, d. h. wenn die Last mit einer scharfen Spitze angreift, der Ausschlag unendlich wird, d. h. die Membran mit einer selbst kleinen Kraft durchstofsen wird, was eine mit den alltäglichen Erfahrungen stimmende Konsequenz aus den Formeln ist.

Für die spätere Berechnung von η_g ist die Berechnung des Volums der Ausbauchung von Wert. Es ergibt sich zu:

$$V = \frac{P}{4\,S}\, r^2 (1 - \delta^2) \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (9)$$

d) Berechnung von η_0.

Er bestimmt sich sehr einfach als das Verhältnis der auf die Membran oder die Platte wirkenden Kraft und des durch sie erzeugten Ausschlages:

$$\eta_0 = \frac{2\,\pi\,S}{l\left(\frac{1}{\delta}\right)} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (10)$$

ist also nur von der Spannung der Membran und dem Radienverhältnis abhängig.

e) Berechnung von η bei geschlossenem System oder von η_g.

Die Berechnung wird für folgendes System ausgeführt. Die Trommel ist von einer Membran überspannt, auf der eine Platte fest aufgeklebt ist.

Die Trommel steht luftdicht in Verbindung mit einem abgeschlossenen Luftraum. Die Wand des Luftraums kann entweder ganz starr oder zum Teil elastisch sein. Zu den ersten Arten von Systemen gehört ein Registrierapparat, wie er zur Aufschreibung von Kardiogrammen oder auch des Pulses der Karotis etc. gebraucht wird. Auf die betreffende pulsierende Stelle wird ein Trichter aufgesetzt, der durch Schlauchverbindungen mit einer

Mareyschen Kapsel in Verbindung steht. Zu den letzteren Systemen gehört der Transmissionssphygmograph.

Wenn eine Kraft, die auf die Platte wirkt, die Membran eines derartigen Systems eindrückt, so hat sie sich nicht nur mit der durch die Deformation geweckten elastischen Spannung ins Gleichgewicht zu setzen, sondern auch mit dem durch die Volumverminderung des eingeschlossenen Luftquantums erzeugten Druck der Luft.

Auf Grund dieser Überlegung ergibt sich die folgende Differentialgleichung:

$$-\frac{dy}{dx} S \cdot 2\, x\, \pi = P - x^2 \pi\, p \quad . \; . \; . \; . \; (11)$$

Die Integration liefert:

$$y = \frac{P}{2\, S\, \pi}\, l\left(\frac{r}{x}\right) - \frac{p}{S}\, \frac{r^2 - x^2}{4} \quad . \; . \; . \; . \; . \; (12)$$

Der Ausschlag wird zu:

$$f = \frac{P}{2\, S\, \pi}\, l\left(\frac{1}{\delta}\right) - \frac{p}{S}\, \frac{r^2 (1 - \delta^2)}{4} \quad . \; . \; . \; . \; (13)$$

Danach bemifst sich der Elastizitätskoeffizient $\eta_g = P/f$ zu:

$$\eta_g = \frac{4\, S\, \pi}{2\, l\left(\frac{1}{\delta}\right) - (1 - \delta^2)\, r^2\, \pi\, \frac{p}{P}} \quad . \; . \; . \; . \; . \; (14)$$

In diesen sämtlichen Gleichungen ist noch der unbestimmt gelassene, durch die Einbauchung der Membran entstandene, Zuwachs p des von rückwärts auf die Membran wirkenden Luft- oder Flüssigkeitsdrucks enthalten. Zu seiner Bestimmung ist zunächst die Gröfse der Einbauchung der Membran zu berechnen. Sie ergibt sich zu (s. Formeln 4 und 9):

$$V = \frac{P}{S}\, \frac{r^2 (1 - \delta^2)}{4} - \frac{p}{S} \cdot \frac{r^4 \pi}{8}\, (1 - \delta^4) \quad . \; . \; . \; (15)$$

Den durch diese Einbauchung geweckten Druck kann man aus der Elastizität der Luft bzw. der Wände des Luftraums berechnen. Er ist wieder in die Gleichungen einzusetzen, die dann nur mehr bestimmbare Konstanten des Systems enthalten.

Die Volumverminderung des Luftraums im Betrag von V ruft danach einen Druck p hervor, der sich nach folgender Formel allgemein berechnen läfst:

$$V = p\left(\frac{1}{E'} + \frac{J}{b}\right) \quad . . . . (16)$$

In dieser Formel ist $E' = \frac{dp}{dV}$ der Elastizitätskoeffizient (s. »Kritik« S. 538) der elastischen Wand (Schlauchs) des Luftraums, b/J der Elastizitätskoeffizient des Luftvolums J bei dem Barometerdruck b. Wenn wir die Summe $\frac{1}{E'} + \frac{J}{b}$ kurz als $\Sigma\left(\frac{1}{E'}\right) = K$ = Kompressibilität bezeichnen, so erhalten wir aus Gleichung 15 und 16 die folgende:

$$p\,K = \frac{P}{S}\,\frac{r^2(1-\delta^2)}{4} - \frac{p}{S}\,\frac{r^4\pi}{8}(1-\delta^4) \quad . . . (17)$$

Daraus ergibt sich p zu:

$$p = \frac{2\,P(1-\delta^2)\,r^2}{(1-\delta^4)\,r^4\pi + 8\,S\,K} \quad . . . . . (18)$$

und

$$\eta_g = \frac{2\,S\,\pi}{l\left(\frac{1}{\delta}\right) - \frac{(1-\delta^2)^2\,r^4\,\pi}{(1-\delta^4)\,r^4\pi + 8\,S\,K}} \quad . . . . (19)$$

oder

$$\eta_g = \frac{\eta_0}{1 - \frac{(1-\delta^2)^2}{l\left(\frac{1}{\delta}\right)\left(1-\delta^4+\frac{8\,S\,K}{r^4\,\pi}\right)}} \quad . . . . . (20)$$

Grenzwerte von η_g:

für $\delta = 0$ $\quad \eta_g = \eta_0 = 0$

» $\delta = 1$ $\quad \eta_g = \eta_0 \times \infty$

II. Experimentelle Prüfung der Theorie.

Ermittlung der Spannung der Membran. Druckempfindlichkeit. Untersuchung der Form der Membran.

Zur Prüfung unserer Theorie können alle Beziehungen zwischen den endlichen Gröfsen verwendet werden, die vorher entwickelt worden sind, vor allem diejenigen, die den leicht fest-

zustellenden Ausschlag der Membrau enthalten: die Gleichungen 3, 10 und 19. In den sämtlichen Gleichungen ist die Gröfse S enthalten, die Spannung der Membran. Zu einer unmittelbaren Prüfung der Theorie mufste von ihr ausgegangen werden. Sie mufs zunächst bestimmt werden. Es wird sich zeigen, dafs hierzu besondere neue Überlegungen notwendig sind. Wird sind erst bei der Vollendung der Arbeit zu einer hinreichenden Analyse der eigenartigen Beziehungen gelangt, die eine Bestimmung von S aus der Dehnung der Membran ermöglichen.

Die Richtigkeit der Hauptzüge der Theorie läfst sich aber feststellen, wenn man experimentell S als Funktion einer anderen leicht zu bestimmenden Gröfse nach einer der Formeln ermittelt, am leichtesten als Funktion des Ausschlags, der auf die Einwirkung der Druckeinheit erfolgt, also als Funktion der »Druckempfindlichkeit« γ nach der Formel 3. Wird der Wert in die anderen Beziehungen eingefügt, so erhält man alle Gröfsen als Funktion der Druckempfindlichkeit bestimmt, wie es am Schlufs der Abhandlung in der Formelzusammenstellung geschehen ist. So lassen sich einige Beziehungen gut prüfen. Wir bringen diese Prüfungen unter dem Abschnitt Druckempfindlichkeit.

Aber auch eine annähernde Feststellung des Volumens, das bei dem jeweiligen Druck in die Trommel eintritt, kann durchgeführt werden und so die Beziehung 4 geprüft werden. Wir berichten darüber unter: Untersuchung der Form der Membran.

a) Ermittlung der Spannung der Membran.

Ein Verfahren, das die Spannung in der Membran direkt zu ermitteln gestattete, dürfte nur schwer auszubilden sein. Es würde sehr kompliziert ausfallen, so dafs es in den wenigsten Fällen, sicher nicht bei der praktischen Verwendung der Membran, anzuwenden wäre.

Dagegen läfst sich die Spannung aus der Dehnung der Membran und den Elastizitätskoeffizienten der Membran berechnen.

Die Dehnung der Membran, die nach allen Richtungen gleich zu halten ist, läfst sich leicht genügend genau experimentell bestimmen, indem man auf der Membran vor dem Aufbinden durch

einen Stempel eine scharfe kreisförmige Marke aufträgt und sie bei dem Aufbinden zu dem Umfang der Trommel streckt. Betrug z. B. der Durchmesser des Stempelkreises im ungedehnten Zustand der Membran 2,5 cm, nach dem Aufbinden 2,7 cm, so ist die lineare spezifische Dehnung der Membran 2/25 = 8%.

Aus dieser Dehnung und den Elastizitätskonstanten E (Elastizitätsmodul) und μ (dem Koeffizienten der Querkontraktion) war nun die Spannung S zu berechnen. Unter der leicht zu beweisenden Voraussetzung, dafs in der Membran durch die gleichmäfsig in radiärere Richtung erfolgende Dehnung ein Spannungszustand eintritt, der ähnlich wie in einer Flüssigkeit dadurch charakterisiert ist, dafs der Zug an jedem beliebig in der Fläche gelegenen Linienelement gleich grofs ist, wäre nach den Gleichungen der allgemeinen Elastizitätstheorie die Spannung leicht zu berechnen.

Es hat sich aber herausgestellt, dafs diese Gleichungen, die sich auf unendlich kleine Dehnung beziehen, in der Form, wie sie nach dieser Theorie entwickelt sind, nicht unmittelbar zu verwerten sind. Es mufste eine Analyse der endlichen Dehnungen — als solche Dehnungen stellen sich die Dehnungen der Membran, die bis zu 25% und mehr betragen können, dar — vorgenommen werden. Sie ist von dem einen von uns in einer besonderen Abhandlung[1]) durchgeführt worden. Auf Grund dieser Entwicklungen wurden nun zunächst bei einem 10 cm breiten, 0,04 cm dicken Gummistreifen die Elastizitätskoeffizienten der Membran ermittelt. Die nachfolgende Tabelle fafst die Ergebnisse zusammen.

Tabelle 1.

Last in Dynen $\times 10^3$	Für 1 cm ungedehnte Membran Länge	Breite	μ	E in 10^6
0	1,000	1,000		
			0,42	9,55
233	1,062	0,975		
			0,41	8,81
321	1,094	0,963		
			0,43	9,04
517	1,162	0,938		
			0,43	10,05
714	1,238	0,913		
			0,58	8,33
910	1,332	0,875		
			0,43	8,55
1203	1,500	0,813		
			0,48	8,94
1695	1,895	0,744		

1) O. Frank, Annalen der Physik, Ende 1906.

Die Werte von E wurden nach Formel 7 (a. a. O.) ausgerechnet. Sie gelten also für $\mu = 0{,}5$. Sie sollten zeigen, dafs E innerhalb des Beobachtungsbezirkes wesentlich konstant bleibt.

E und μ lassen sich für den ganzen Bezirk von 0 bis 1695×10^3 Dynen ausrechnen. (S. Formel 3 u. 6 a. a. O.) Es ergibt sich so ein durchschnittlicher Wert für $= 0{,}46$
und $E = 8{,}76$.

Danach ist in einem Bezirk bis zu 90% Dehnung der Elastizitätsmodul als konstant durchschnittlich $= 8{,}8 \cdot 10^6$ anzusehen; μ beträgt in demselben Bezirk durchschnittlich 0,46, also annähernd 0,5.

Die Formel, nach der man nun aus der Dehnung und den Elastizitätskoeffizienten die Spannung berechnen kann, lautet nach den Entwicklungen der zitierten Abhandlung (Gl. 18):

$$S = 2\,E s_1 \cdot \frac{\Delta}{(1+\Delta)^2}.$$

Δ bedeutet hier die spezifische Dehnung, s_1 die ursprüngliche Dicke der Membran.

b) Druckempfindlichkeit.

Die einfachste Prüfung der Theorie kann jetzt durch die Bestimmung der Druckempfindlichkeit einer Membran, deren Spannung nach dem vorhergehenden ermittelt worden ist, vorgenommen werden. Es mufs der experimentell ermittelte Wert der Druckempfindlichkeit mit dem aus der Formel 3 zu berechnenden übereinstimmen. Nach der Formel 3 ergibt sich für die Druckempfindlichkeit f/p der Wert:

$$\gamma = \frac{f}{p} = \frac{r^2\,(1-\delta^2)}{4\,S}.$$

Experimentell wurde die Druckempfindlichkeit folgendermafsen festgestellt.

Durch Zufliefsenlassen von Wasser aus Flasche F_1 nach F_2 (s. Fig. 1) wurde, nachdem durch den T-Hahn H_2 der Druckraum D geschlossen und die Kapsel mit der freien Luft in Verbindung gesetzt war, ein an dem eingeschalteten Wassermanometer kontrollierbarer Überdruck in dem System F_2, D eingestellt.

Darauf wurde die Kapsel mit dem Druckraum in Verbindung gebracht. So konnte die Nachdehnung der Luft, die durch den Ausgleich der bei der Kompression entstandenen Temperaturerhöhung bedingt ist, vor der Verbindung des Luftraums mit der Kapsel abgewartet werden. Der Betrag, um den der Druck bei Verbindung des Druckraumes mit der Kapsel trotz des ziemlich grofsen Volumens des ersteren immer noch sank (bei grofsen Kapseln bis 10 %), wurde in Anschlag gebracht und der Druck vorher um diesen Betrag höher eingestellt. So wurden präzise

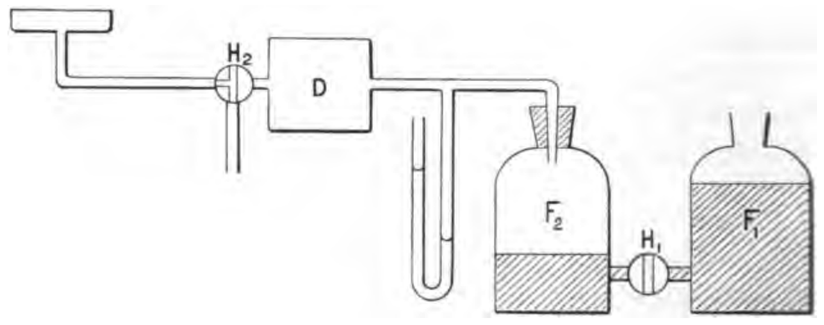


Fig. 1.

rasche Einstellungen erzielt. Die Ergebnisse dieser Prüfung stimmten bei öfterer Wiederholung des Versuches sehr gut überein. Die Aufzeichnung der Verschiebungen der Membranmitte erfolgte teils auf optischem Wege (Versuch 6—22), teils durch Schreibhebel auf berufstem Papier (Versuch 1—5). Für unsere Versuche, wobei mehrere Kapseln nacheinander mit stufenweise veränderten Drucken genauer durchgeprüft wurden, erwies sich die Erzeugung des Druckes in der geschilderten Weise vorteilhaft; für einen einzelnen Versuch wird man bequemer eine Spritze oder dergleichen anwenden, um rasch die Druckempfindlichkeit eines Instrumentes und damit die übrigen wichtigen Konstanten festzustellen.

Tabelle 2 zeigt die Ergebnisse dieses Verfahrens.

Die Übereinstimmung ist genügend. Die Hauptfehlerquelle ist die Ungenauigkeit bei der Ausmessung der Membrandehnung. Bruchteile von Millimetern bedingen hier grofse Abweichungen.

Tabelle 2.

Die Membran war überall die in Tab. I beschriebene Dicke von 0,4 mm.

Trommel Durchm.	Radien-verhältnis	Dehnung in °/₀	S aus Dehnung	S aus γ-Eichung
3,0	0	7,1	43,9 · 10^3	44,5 · 10^3
3,0	0	11,1	63,5	61,5
3,0	0,634	11,1	63,5	58
3,0	0,634	3,5	23,5	23,1
3,0	0,634	11,1	63,5	57,8
3,0	0,634	25,0	113 *	85,8
2,8	0	12,0	67,3	61
2,8	0	8,0	48,3	54
2,8	0,286	8,0	48,3	56,5
1,9	0,263	8,1	48,8	49

Der gröfsere Fehler bei * war vermutlich dadurch bedingt, dafs die aufserordentlich gedehnte Membran von dem Bindfaden nicht festgehalten wurde. Die erreichte Genauigkeit genügt jedoch vollkommen, ja sie ist überraschend, wenn man bedenkt, dafs die Vergleichswerte auf ganz verschiedenem Wege experimentell und durch verwickelte Rechnungen festgestellt wurden.

Aus der Übereinstimmung der Werte sehen wir, dafs eine der vereinfachenden Voraussetzungen unserer Theorie vollständig berechtigt ist: Die Vernachlässigung der zur Biegung der Membran erforderlichen Kräfte. Sie müssen gegenüber den Spannkräften bei Gummimembranen verschwindend kleine Gröfsen vorstellen. Selbst bei verhältnismäfsig dicken Membranen wird man dies gelten lassen können, da hier auch die Spannkraft ebenso wie die Biegungskraft annähernd proportional der Membrandicke wächst. Höchstens wäre, wie die Betrachtung eines Querschnittes durch Membran und Platte lehrt, bei kleinen Kapseln und dicken Membranen der Durchmesser der Platte um die Membrandicke vergröfsert in Rechnung zu setzen.

Danach ist es nun möglich, aus den im allgemeinen bekannten Elastizitätskoeffizienten E und μ der Membran, der Dehnung der Membran, und den Dimensionen der Trommel und

der aufgeklebten Platte sowohl die Druckempfindlichkeit als auch die anderen für die Leistungen wichtigen Konstanten der Membran von vornherein zu bestimmen. Wenn wir die Anforderungen kennen, die in einem speziellen Fall an das Instrument gestellt werden, so wissen wir von vornherein, welches Instrument wir zu wählen haben. Es wird sich sofort (s. S. 509) zeigen, dafs die Voraussage der Leistungen eines Instrumentes noch bedeutend erleichtert wird. Dafs natürlich, wenn genauere Messungen mit dem Instrument angestellt werden sollen, die Empfindlichkeit direkt geeicht wird, ist selbstverständlich. Es genügt aber die leicht zu bewerkstelligende Feststellung der Druckempfindlichkeit, um aus ihr alle anderen wichtigen Konstanten der Membran zu berechnen.

Es ist in der Einleitung zur Theorie gesagt worden, dafs die Spannung, mit der die Membran auf die Trommel aufgespannt wird, so grofs sein mufs, dafs die durch die Deformationen hervorgerufenen Spannungsänderungen dagegen verschwinden. Ist die anfängliche Spannung nicht so grofs, so wird durch die Deformation ein solcher Zuwachs von Spannung eintreten, dafs die Empfindlichkeit des Instrumentes mit wachsender Deformation rasch abnimmt, der Ausschlag für den gleichen Druckzuwachs nicht mehr gleichbleibt. Wir werden also in der Gleichmäfsigkeit der Empfindlichkeit in einem gröfseren Druckbezirk ein Kriterium dafür haben, dafs die Spannung für die Gültigkeit der Theorie genügend grofs war.

In der nachfolgenden Tabelle 3 sind die Ergebnisse der Versuche zusammengestellt, aus denen man den Betrag der Dehnung entnehmen kann, der zu einer gleichmäfsigen Empfindlichkeit führt.

Es zeigt sich, dafs eine Dehnung von 7 % bereits genügt, um die Forderung der gleichmäfsigen Empfindlichkeit in einem gröfseren Druckbezirk zu erfüllen, während eine Dehnung von 3 % eine sehr ungleichmäfsige Empfindlichkeit erzeugt. Die Forderung einer gleichmäfsigen Empfindlichkeit ist natürlich nicht allein für die Auswahl der zur Prüfung der Theorie geeigneten Versuche, sondern auch aus praktischen Gründen zu

Tabelle 3.

(Gleichmäfsigkeit des Ausschlages.)

Trommeldurchmesser überall 3,0; Membran wie Tab. 2. Die Ordinaten sind die 70fach vergröfserten Exkursionen der Membranmitte.

Dehnung in %	δ	Ordinaten für die Drucke (in ccm Wasser)							
		1	2	3	4	5	6	8	10
7,1	0	0,87	1,75	2,5	3,35	4,1	4,9	—	—
11,1	0	0,63	1,3	1,87	2,45	3,0	3,62	4,9	6,1
11,1	6,63	0,4	0,75	1,1	1,4	1,7	2,0	2,7	3,3
3,5	6,63	1,0	1,85	2,6	3,25	3,9	4,5	5,5	6,5
11,1	6,63	0,4	0,75	1,1	1,45	1,8	2,1	2,8	3,45
25,0	6,63	0,27	0,45	0,75	1,0	1,25	1,45	2,0	2,45

stellen, wie dies schon in der »Kritik« hervorgehoben worden ist. Hier ist aber die Erklärung der ungleichmäfsigen Empfindlichkeit nicht richtig gegeben worden. (»Kritik« S. 506.)

Die Membran mufs demnach mindestens um 7% gedehnt sein, damit sie diesen Forderungen genügt.

Für eine derartige Dehnung von 7% wird nun die auf die Einheit der Dicke von 1 cm der ungedehnten Membran umgerechnete Spannung S rund 10^6. S berechnet sich aus dieser Spannung durch Multiplizieren mit der Dicke der ungedehnten Membran in cm ausgedrückt. Wir bezeichnen die Spannung von 10^6 für 1 cm Dicke ungedehnte Membran als die »Normalspannung«.

Dazu berechtigen uns aufser diesen Überlegungen auch die Ergebnisse der Versuche, die wir vor der Aufstellung der Theorie ausgeführt hatten.

Damals hatten wir die Dehnung der Membran beim Aufspannen nicht gemessen, sondern uns damit begnügt, eine nach gefühlsmäfsiger Schätzung genügende Spannung herzustellen. Wenn wir nun für diese Versuche aus den Ergebnissen der Druckeichung und den Dimensionen der Apparate die Gröfse S aus denjenigen Bezirken berechnen, in denen die Ausschläge annähernd konstant waren, so erhalten wir durchgängig eine Spannung von rund 10^6 pro cm Membrandicke (s. Tab. 4). Eine

Ausnahme bilden nur die Versuche 11 und 12, wobei als Membran ein Stück einer sehr alten Martinschen Binde benützt wurde, deren Material sich als total verdorben erwies. (Tab. 4.)

Tabelle 4.

	$2r$	δ	D	$\frac{1}{\gamma} \times 10^6$	$\frac{S}{D} \times 10^6$	ΔV Versuch	ΔV Theorie
{ 1.	3,15	0,35	0,05	0,109	1,19	0,296	0,293
{ 2.	3,15	0,635	0,05	0,143	1,06	0,0421	0,0381
3.	3,15	0,635	0,02	0,064	1,19	0,0459	0,0395
4.	3,15	0,635	0,06	0,193	1,17	0,0385	0,0359
5.	3,15	0,524	0,05	0,124	1,12	0,0462	0,0400
{ 6.	1,85	0,342	0,03	0,192	1,21	0,089	0,0702
{ 7.	1,85	0,433	0,03	0,165	0,96	0,0674	0,0565
8.	1,85	0,357	0,009	0,044	0,91	0,0282	0,0261
{ 9.	3,15	0,254	0,03	0,067	1,29	0,261	0,246
{ 10.	3,15	0,714	0,03	0,104	1,05	0,2195	0,207
{ 11.	3,15	0,254	0,06	0,032	0,32	0,22	0,196
{ 12.	3,15	0,714	0,06	0,064	0,85	0,0703	0,0692
{ 13.	5,0	0,12	0,03	0,019	0,95	0,176	0,171
{ 14.	5,0	0,45	0,03	0,025	1,03	0,411	0,405
{ 15.	1,85	0,378	0,009	0,043	0,87	0,181	0,183
{ 16.	1,85	0,594	0,009	0,048	0,73	0,155	0,152
{ 17.	1,85	0,81	0,009	0,080	0,66	0,080	0,0836
{ 18.	5,0	0,12	0,03	0,016	0,82	0,972	0,966
{ 19.	5,0	0,2	0,03	0,017	0,85	0,905	0,905
{ 20.	5,0	0,4	0,03	0,018	0,77	0,625	0,648
{ 21.	5,0	0,6	0,03	0,025	0,84	0,975	0,945
{ 22.	5,0	0,8	0,03	0,045	0,84	0,719	0,715

Es zeigt sich also, dafs wenn man der Membran beim Aufbinden lediglich dem Gefühle nach eine kräftige Spannung erteilt, man sich nicht weit von dieser Grenze entfernt. Wesentlich geringere Spannungen lassen die Membran sehr schlaff erscheinen, während gröfsere bald Schwierigkeiten beim Aufbinden machen. Für manche Fälle kann es natürlich von Vorteil sein, auch andere Spannungen zu verwenden.

Legen wir eine Normalspannung zugrunde, so werden die wichtigen Konstanten γ und E' nur mehr abhängig von den Durchmessern der Kapsel und Platte und der Membrandicke. Wir werden später noch einmal darauf zurückkommen.

Der Einflufs von Temperatur, Nachdehnung, Feuchtigkeit etc. auf die elastischen Eigenschaften des Gummi läfst sich auf Grund der hier entwickelten Prinzipien gegebenenfalls leicht ermitteln. Nach unseren Erfahrungen scheint die Bedeutung dieser Faktoren abgesehen von der Nachdehnung bei Verwendung guten frischen Materials untergeordnet zu sein. Vermutlich sind wegen der Nachdehnung für die raschen Eigenschwingungen der Apparate unter Umständen etwas andere Koeffizienten in Rechnung zu setzen als die bei der Eichung ermittelten. Unsere Versuche weisen darauf hin (s. a. »Kritik« S. 509). Doch sollen diese prinzipiell nicht so wichtigen Fragen späteren Untersuchungen vorbehalten sein.

Tabelle 5.

Veränderung des Radienverhältnisses.

$2r$	δ	$\frac{1}{\gamma}$ Versuch	$\frac{1}{\gamma}$ Theorie	$E' \cdot 10^{-3}$ Versuch	$E' \cdot 10^{-3}$ Theorie
1,85	0,378	43,3	43,3	27,85	27,85
	0,595	47,9	57,0	25,45	31,2
	0,81	80,0	107,0	34,22	47,9
5,0	0,12	15,9	15,9	1,563	1,563
	0,2	17,0	16,3	1,642	1,566
	0,3				
	0,4	17,6	17,2	1,570	1,605
	0,5				
	0,6	25,1	24,4	1,787	1,797
	0,7				
	0,8	45,1	43,5	2,73	2,65
	0,9				
	1,0				

Bemerkungen zu Tab. 5: Die experimentell ermittelten Werte von γ für $= 0,378$ bzw. 0,12 dienten zur Berechnung der Werte von γ und E' für die anderen Radienverhältnisse nach den Formeln 3 und 5.

Die geringere Übereinstimmung von Rechnung und Experiment bei den ersten drei Versuchen rührt vor allen Dingen von der beim Auswechseln der Platte eintretenden Schädigung der Membran her. Sie machte sich besonders bei der in diesen Versuchen benutzten dünnen (0,009 cm Condom) Membran geltend.

Nach Formel 3 ist die Druckempfindlichkeit $\gamma = \frac{r^2(1-\delta^2)}{4S}$ von der relativen Gröfse der Platte, dem Radienverhältnis, abhängig. Die experimentelle Kontrolle der Formel ist schon in Tabelle 2 enthalten; besonders schön läfst sich diese Beziehung an den in Tabelle 5 zusammengestellten Versuchen zeigen, bei denen auf dieselbe Membran verschieden grofse Platten aufgeklebt wurden. Die Empfindlichkeit ist proportional $1-\delta^2$, sie sinkt also erst für höhere Werte von δ beträchtlich, dann aber rasch. (S. Tabelle 8 am Schlufs der Abhandlung.)

c) Die Form der deformierten Membran.

Die Formeln 2 und 3 geben Aufschlufs über die Form der durch hydrostatischen Druck deformierten Membran. Sie ist innerhalb der Grenzen, die durch die der theoretischen Entwicklung untergelegten vereinfachenden Annahmen gesteckt sind, ein durch die Platte abgestumpftes Paraboloid.

Wir haben diese Folgerung aus der Theorie, abgesehen davon, dafs, wie schon erwähnt, die Prüfung der Druckempfindlichkeit die Richtigkeit unserer Aufstellungen, also auch dieser, ganz allgemein erweist, auf zweierlei Art besonders geprüft. Einmal dadurch, dafs wir die Form der medianen Schnittkurve durch eine photographische Aufnahme der Silhouette einer gröfseren deformierten Membran feststellten. Die Ausmessungen der Kurve ergaben keine wesentlichen Abweichungen von einer Parabel.

Eine weitere Prüfung nahmen wir in derselben Weise vor, wie es in der »Kritik« geschehen war. Wir mafsen das Volum der Ausbauchung bei einem bestimmten Ausschlag der Membran. Wir stellten also die Volumempfindlichkeit $f/V = \beta$ fest. Wir nennen unser Verfahren die »Volumeichung«.

Die Volumeichung wurde von der Druckeichung getrennt bei Luftfüllung des Apparates angestellt. Die Kapsel war durch einen dickwandigen Gummischlauch mit einer kalibrierten Glasröhre verbunden, die durch eine Spritze Wasser vorgetrieben wurde. Die in der Volumröhre abgelesenen Werte geben nicht unmittelbar das Volumen an, das allein zur Verwölbung der Membran nötig war. Die Ausbauchung der Membran bedurfte hierzu erst einer die Elastizität der Luft und des Schlauches berücksichtigenden Korrektur. Die Art der Umrechnung soll hier an einem Beispiele durchgeführt werden.

In einem Versuche erfolgte bei Eintreibung von 0,5 ccm Wasser in die Glasröhre ein Ausschlag der Membranmitte von 0,0675 cm. Die Druckeichung ergab für 10 cm Wasser einen Ausschlag von 0,051 cm, also wurde durch obige Volumvermehrung ein Druck von $\frac{0,0675}{0,051} \times 10$ cm $= 13,2$ cm Wasser erzeugt. Das Volumen der in dem ganzen System enthaltenen Luft war 5,32 ccm. Diese wurde (bei 717 mm Barometerstand) durch 13,2 cm Wasser komprimiert um $\frac{13,2}{71,7 \times 13,6} \times 5,32 =$ 0,072 ccm.

$\frac{\Delta p}{\Delta V}$ für den Schlauch betrug 793500, also die Ausdehnung des Schlauchvolumens durch 13,2 cm Wasser $\frac{13,2 \times 981}{793500} =$ 0,0063 ccm. Die Volumverschiebung an der Membran betrug also $0,5 - (0,072 + 0,0063) = 0,416$ ccm. Für den obigen Ausschlag von 0,0675 wurde nach der Formel 4 der nach der Theorie zu erwartende Wert ausgerechnet. In dieser Weise erfolgte die Berechnung aller in Tabelle 4 unter ΔV angegebenen Werte.

Wird der Betrag der Differenz des letzten Ausdruckes sehr klein im Verhältnis zu dem Werte der einzelnen Glieder, so werden die Ungenauigkeiten des Versuches zur Quelle bedeutender Fehler; die Gefahr ist um so gröfser, je kleiner die Kapsel, je stärker die Membran und je länger der Schlauch ist. Deshalb zeigen die Versuche 13—22 die beste Übereinstimmung mit der Theorie.

Die indirekte Methode der Volumeichung, die wir angewendet haben, besitzt, abgesehen von den Fehlern, die durch die Korrektionsgröſsen hineingebracht werden, insbesondere den Nachteil, daſs infolge der Undichtheit der Membran leicht Volumverluste auftreten, während bei Füllung des ganzen Systems mit Wasser die Kapseln fast absolut dicht zu machen gewesen wären. Aber, abgesehen von der gröſseren Einfachheit und Bequemlichkeit der Luftfüllung für die groſse Anzahl der von uns ausgeführten Eichungen, verbot sich die Wasserfüllung insbesondere wegen der schädigenden Wirkung einer Benetzung der Gummimembran, da bei den Eigenschwingungsversuchen unter Luftfüllung, denen die meisten Kapseln unterworfen wurden, die Elastizitätsverhältnisse die nämlichen sein muſsten wie bei der Eichung.

Der untersuchte Bezirk der Deformation übertraf den praktisch in Betracht kommenden meist um das Mehrfache und wurde in der Regel stufenweise durchmessen. Die Volumwerte der einzelnen Stufen zeigten hierbei (abgesehen von einigen Versuchen) gute Übereinstimmung und Konstanz. Daſs die aus dem Experiment abgeleiteten Werte fast immer etwas gröſser sind als die theoretisch berechneten, läſst sich nicht auf die Annahme zurückführen, daſs etwa die Membran (bei zu geringer Spannung) eine andere als paraboloide Form angenommen hätte, sondern liegt in Versuchsfehlern begründet. Nähme z. B. die Membran die Form einer Kalotte an, so würde bei den in Betracht kommenden Plattenverschiebungen die Differenz bei allen Versuchen unter 0,1% liegen. Bei den möglichst fehlerfreien Versuchen ist indes die Übereinstimmung so gut, daſs es unnötig erschien, den Ursachen schlechterer Resultate noch besonders nachzuspüren.

Durch die vorstehenden Untersuchungen ist der Nachweis geführt worden, daſs die Folgerungen aus der ersten der aufgestellten Differentialgleichungen in vollständig genügendem Grade mit den Tatsachen übereinstimmen. Die Grundsätze, die uns bei Aufstellung der Theorie leiteten, erwiesen sich mithin als brauchbar und die hierbei angewendeten vereinfachenden Annahmen als erlaubt. Es

läfst sich deshalb von vornherein erwarten, dafs auch die Lösungen der beiden anderen auf denselben Grundsätzen basierenden Gleichungen durch das Experiment bestätigt werden. Im folgenden soll dieser Nachweis von Fall zu Fall erbracht werden. Wir hätten natürlich ebensogut von einer der letzteren Entwicklungen ausgehen und hieran die Zuverlässigkeit der Theorie erweisen können, doch schien der oben behandelte Fall wegen der Einfachheit, Exaktheit und Vielseitigkeit der Prüfungsmethoden sowie wegen seiner höheren praktischen Bedeutung hiezu besonders geeignet.

III. Der Elastizitätskoeffizient E'.

Da $E' = \frac{\varDelta p}{\varDelta f} \cdot \frac{\varDelta f}{\varDelta V}$ ist, so ist der Nachweis der Übereinstimmung der Versuchsresultate mit der Theorie bereits durch die Ausführungen des vorigen Kapitels gegeben.

Wie bereits S. 506 hervorgehoben worden ist, genügt für die praktische Ermittlung von E' die Bestimmung der Druckempfindlichkeit. Die Volumeichung wird nur selten angewendet werden müssen und dann zur Ermittlung anderer Beziehungen, z. B. zur Feststellung der Elastizität der Röhrenverbindung.

Die Betrachtung der Formel $E' = \frac{2}{\gamma r^2 \pi (1 + \delta^2)}$ (s. Formelsammlung) läfst sofort eine wichtige Beziehung erkennen: Der Wert von E' ist nicht nur der Druckempfindlichkeit (γ), sondern aufserdem noch dem Quadrate des Trommelradius umgekehrt proportional. Von zwei Apparaten mit gleicher Empfindlichkeit wird also die kleinere Kapsel das höhere E' besitzen. Hieraus ergibt sich für alle diejenigen Registrierapparate, deren Empfindlichkeit nach γ gemessen wird und deren Schwingungszahl aufser von einer Massenkonstante nur von E' bestimmt ist (z. B. für die elastischen Manometer mit optischer Registrierung) zur Erzielung einer möglichst hohen Schwingungszahl bei gröfster Empfindlichkeit die Forderung, möglichst kleine Kapseln und dünne Membranen zu verwenden.

Wesentlich anders liegen die Verhältnisse bei an beiden Enden abgeschlossenen Systemen, z. B. den Mareyschen Kapseln, für deren Empfindlichkeit ganz andere Beziehungen mafsgebend sind (s. Kap. V) oder für die Apparate mit Hebelregistrierung, deren Schwingungszahl durch andere Elastizitätskoeffizienten wesentlich mitbestimmt ist, die sich anders von der Trommelgröfse abhängig erweisen, wie wir in Kapitel IV ausführen werden.

Aus der Membranspannung abgeleitet erhält E' die Form $\frac{8\,S}{r^4\,\pi\,(1-\delta^4)}$. Hieraus ergibt sich, dafs E' der Spannung der Membran oder bei bestimmtem Dehnungsgrad derselben für eine »Normalspannung« der Membrandicke direkt proportional ist. Weit mehr als durch die Spannung läfst sich E' durch die Gröfse der Trommel verändern, indem der Wert von E' der vierten Potenz des Trommelradius umgekehrt proportional ist. Von dem Durchmesser der letzteren ist daher das E' geradezu im wesentlichen bestimmt. Die Tabelle 9 enthält die entsprechenden Berechnungen für die Normalspannung $S = 10^4$ bei 0,1 mm Membranstärke.

Auffallend gering ist dagegen der Einflufs der Platte, wenigstens solange das Verhältnis ihres Durchmessers zu dem der Trommel sich dem Werte 1 nicht allzusehr nähert. Für das Radienverhältnis 0,6, das praktisch am häufigsten in Betracht kommen wird, ist E' erst um 15% gröfser als ohne Platte. Erst von $\delta = 0{,}85$ ab, wofür es auf das Doppelte angewachsen ist, nähert es sich rasch dem Werte ∞. Die Kolonne der Funktion $1-\delta^4$ in Tabelle 8 läfst die Beziehungen deutlich erkennen. In der Tabelle 5 sind die Versuche 15—22 als Beispiele angeführt.

IV. Wirkung einer zentrisch an der Membran oder der Platte angreifenden Kraft.

1. Bei einem »offenen« System, Bestimmung von η_0.

η, die für die Beurteilung der Wirkung der Trägheitskräfte des Hebels wichtige Elastizitätskonstante $\frac{P}{f}$ der Membran, ist

nach Formel $10 = \frac{2\pi S}{l\left(\frac{1}{\delta}\right)}$. Die experimentelle Bestimmung von η gestaltet sich sehr einfach. Bei den Hebelapparaten wurde an den Hebel ein kleines Gewichtchen (meist 2 g) gebunden und zwar in einer Entfernung von 5 cm von der Achse. Da der kleine Hebelarm 1 cm lang war, so wurde auf die Platte ein Druck von 10 g ausgeübt. Die Durchbiegung, die der Hebel selbst sowie der Stativapparat erlitt, wurde besonders bestimmt und in Abrechnung gebracht. Bei denjenigen Kapseln, deren Ausschläge mit der Spiegelmethode registriert wurden, wurde ein mit Gewichten belasteter einarmiger Hebel, der am freien Ende mit einer Gabel versehen war, mit dieser in horizontaler Lage auf die Platte niedergelassen. Die Gabel faſste den Spiegelhebel zwischen sich, ohne ihn zu berühren. Der hiebei auf die Platte ausgeübte Druck, mit der Wage bestimmt, betrug meist 8,5 g. Auch hier wurde die (sehr geringe) Durchbiegung des Stativapparates in Anschlag gebracht.

Die Werte von η sind ebenfalls in absoluten Einheiten des Zentimeter-Gramm-Sekundensystems ausgedrückt. Die Dimension dieses Koeffizienten ist $m\,t^{-2}$.

Tabelle 6.

	$\frac{1}{\gamma}\cdot 10^{-3}$	η_0 aus γ ber.	η_0-Versuch		$\frac{1}{\gamma}\cdot 10^{-3}$	η_0 aus γ ber.	η_0-Versuch
1.	109	365	374	12.	64,2	365	279,5
2.	143	735	704	13.	12,7	58,2	55,4
3.	64	329	352	14.	11,9	117	108
4.	193	991	854	15.	43,3	50,4	52,5
5.	124	544	440	16.	47,9	79,8	90
6.	192	222	219	17.	80,0	177	210
7.	165	216	213	18.	15,9	72,7	72,1
8.	43,5	50,1	56,1	19.	17,0	99,5	88,4
9.	66,6	177	157	20.	17,6	158	154,8
10.	83,2	465	476	21.	25,1	309	314,3
11.	32,1	85,3	76	22.	45,1	707	696

Die berechneten Werte der Tabelle 6 sind aus den nach S. 504 ermittelten Werten von γ, der Druckempfindlichkeit, ab-

geleitet. Bei einigen Versuchen (Nr. 10, 13, 14), bei denen γ nicht genügend konstant war, wurde es für den vorliegenden Zweck aus dem Bezirk entnommen, in dem auch der Ausschlag bei der Gewichtseichung gemessen wurde, während uns für Tabelle 4 andere Erwägungen veranlafsten, γ aus dem Ausschlagsbezirk in Rechnung zu setzen, in dem es annähernd konstant war. Die Berechnung zeigt genügende Übereinstimmung mit den Versuchen.

Aus der Formel $\eta = \frac{r^2 \pi (1 - \delta^2)}{2 \gamma l \left(\frac{1}{\delta}\right)}$ S. 528 erhellt, dafs η_0 ähnlich wie E' aufser von der Empfindlichkeit vom Radius der Trommel abhängt und zwar der ersteren umgekehrt, dem Quadrat des letzteren jedoch direkt proportional ist. Von zwei verschieden grofsen Trommeln, deren Empfindlichkeit durch Anwendung geeigneter Membranen gleich grofs gemacht worden ist, hat also die gröfsere den höheren Wert von η_0. Hält man dieses Ergebnis mit dem im vorigen Kapitel über E' gesagten zusammen, so ergibt sich, dafs man im allgemeinen bei der Verwendung von Hebeln um so gröfsere Kapseln verwenden wird, je bedeutender die reduzierte Masse des Hebels gegenüber der wirksamen Masse der Flüssigkeit im Manometer ist. Dieses Resultat stimmt vollständig überein mit dem Ergebnis der Entwicklungen, die in der »Theorie des Kolbenmanometers«[1]) für das Kolbenmanometer abgeleitet wurden. Die spezielle Formulierung und Durchrechnung für das Membranmanometer gehört nicht in den Rahmen dieser Arbeit. Es soll hier nur darauf hingewiesen werden.

Aus der anderen für η_0 angegebenen Form, die η aus der Membranspannung S zu $\frac{2 \pi S}{l \left(\frac{1}{\delta}\right)}$ bestimmt, sehen wir, dafs η_0 nur von S und δ, nicht aber vom Trommeldurchmesser abhängig ist. Alle Kapseln mit derselben Membranspannung bzw. Dicke besitzen das nämliche η_0.

---

1) Zeitschr. f. Biol. Bd. 45 S. 470.

Unsere Formel ermöglicht uns nun, die Ausführungen in der »Kritik« S. 533 über die wirksame Masse des Stiftes und des Hebels zu prüfen und zu ergänzen. Es wurde dort, gestützt auf die Berechnungen von Föppl über die Deformation von hartelastischen Platten, die Annahme gemacht, dafs bei Einwirkung einer Kraft auf die Mitte der Membran der Biegungspfeil f viermal so grofs sei, als wenn die Kraft auf der ganzen Membran gleichmäfsig verteilt wäre. Auf den ersten Blick scheint dies nach unseren Formeln nicht der Fall zu sein; denn für $\delta = 0$ ist $l\left(\frac{1}{\delta}\right) = \infty$, also $\eta_0 = 0$, woraus folgt, dafs bei Belastung der Membran im mathematischen Mittelpunkt allein der Ausschlag unendlichmal gröfser ist als bei gleichmäfsiger Verteilung der Last auf die ganze Fläche. Nun gilt auch die oben erwähnte Föpplsche Ableitung nicht für mathematisch-punktförmige Belastung (sie würde hiebei dasselbe Resultat ergeben), die ja auch praktisch nicht in Frage kommt. Nehmen wir deshalb an, die Kraft wirke auf eine in der Mitte der Membran angebrachte starre Platte, so wird $\frac{\Delta P}{\Delta f} = \frac{2 S \pi}{l\left(\frac{1}{\delta}\right)}$. Ist dagegen die Last gleichmäfsig auf die Membran (jetzt ohne Platte gedacht) verteilt, so ist $\frac{\Delta P}{\Delta f_1} = \frac{r^2 \pi \Delta p}{\Delta f_1} = \frac{r^2 \pi}{\gamma} = 4 S \pi$. Also $\frac{\Delta f}{\Delta f_1} = 2\, l\left(\frac{1}{\delta}\right)$.

Der Wert dieser Funktion für $\delta = 0$ ist gleich ∞, sinkt jedoch anfangs sehr rasch:

δ	0	0,01	0,05	0,1	0,1352 $\left(= \frac{1}{e^2}\right)$
$2\, l\left(\frac{1}{\delta}\right)$	∞	9,21	5,99	4,61	4,0

Es bestätigt sich also die in der »Kritik« ausgesprochene Vermutung, dafs $\frac{\Delta f}{\Delta f_1}$ zwar beim Gummi höhere Werte als 4 annehmen kann, dafs sie aber praktisch nicht in Frage kommen werden, da ein δ von 0,13 wohl immer gegeben sein wird. Selbstverständlich sind im übrigen die dort angestellten Betrachtungen

durch unsere jetzigen Entwicklungen überholt und weiterhin bedeutungslos.

Infolge der raschen Abnahme des $l\left(\frac{1}{\delta}\right)$ mit wachsendem δ nimmt η_0 anfangs sehr rasch zu; die Kurve der Funktion $\frac{1}{l\left(\frac{1}{\delta}\right)}$ steigt anfangs sehr steil an und ist nach oben konvex. Von $\delta = 0,03$ ca. an bis 0,3 ist die Steigung fast gleichmäfsig, flacher; für $\delta = \frac{1}{e^2} = 0,1352$ hat die Kurve einen Wendepunkt und steigt nun immer rascher.

Die genaue Berechnung der für einen bestimmten Fall günstigsten Plattengröfse ist ziemlich verwickelt und insbesondere von den jeweils gegebenen Bedingungen abhängig. Sie soll daher der speziellen Bearbeitung dieser Fälle überlassen werden. Wir können jedoch hier bereits einen Gesichtspunkt entwickeln, von dem aus sich im allgemeinen beurteilen läfst, wie grofs die geeignetsten Werte von δ in den meisten Fällen sein dürften.

Denken wir uns die Platte ebensogrofs wie die Trommel, so haben wir die Verhältnisse des Kolbenmanometers; η hat hiebei den höchsten Wert, den es für eine Trommel von bestimmter Gröfse und bestimmtem E' erreichen kann. Wir werden daher durch die Ermittlung des Verhältnisses $\frac{\eta}{E'}$ für ein gleich grofses Kolben- und Membranmanometer ein Kriterium für die Güte der beiden Instrumente erhalten. Für das Kolbenmanometer ergibt sich: $\eta_0 = \frac{\Delta P}{\Delta f} = \frac{\Delta p\, r^2 \pi}{\Delta f} = (r^2 \pi)^2 \frac{\Delta p}{\Delta f} = (r^2 \pi)^2 \cdot E'$; oder $\frac{\eta_0}{E'} = (r^2 \pi)^2$. Für das Membranmanometer: $\frac{\eta_0}{E'} = (r^2 \pi)^2 \frac{1-\delta^4}{4\, l\left(\frac{1}{\delta}\right)}$

Wir erhalten also $\frac{\eta/E' \text{ Kolbenmanometer}}{\eta/E' \text{ Membranmanometer}} = \frac{4\, l\left(\frac{1}{\delta}\right)}{1-\delta^4}$.

Der Wert dieser Funktion (s. Tab. 8) $= \infty$ für $\delta = 0$, sinkt anfangs sehr rasch mit wachsendem δ, dann allmählich langsamer, ist für $\delta = 0,67$ etwa $= 2$ und erreicht für $\delta = 1$ den Grenzwert 1, was sich leicht durch Differentiation nachweisen läfst. Der Gewinn bei weiterer Vergröfserung von δ über 0,67 hinaus ist also nicht mehr bedeutend, während nunmehr die Empfindlichkeit sehr starke Einbufse erleidet. Daher werden uns überall dort, wo die Masse des Hebels eine gröfsere Rolle spielt, Radienverhältnisse zwischen 0,6 und 0,7 die besten Dienste tun.

2. Der Elastizitätskoeffizient η bei einem »geschlossenen« System $= \eta_g$

Für η_g ergab sich in Formel 20 der Wert:

$$\eta_g = \frac{\eta_0}{1-R}, \text{ wobei } R = \frac{1-\delta^2}{\left(1+\delta^2+\frac{8\,S\,K}{r^4\,\pi\,(1-\delta^2)}\right) l\left(\frac{1}{\delta}\right)}.$$

(K bedeutet die Kompressibilität des angeschlossenen Raumes, die $\Sigma\left(\frac{1}{E'}\right)$ der Luft und der elastischen Wände.)

Die experimentelle Bestimmung von η_g in den Versuchen der Tabelle 7 erfolgte in derselben Weise wie diejenige von η_0. Die Berechnung erfolgte aus der Druckempfindlichkeit γ und den übrigen Konstanten der Anordnung. Dabei ist zu bemerken, dafs in der Tabelle $\frac{J}{b}$ für den Wert K gesetzt wurde, d. h. es ist die Kompressibilität durch die Angabe eines von starren Wänden eingeschlossenen Luftvolum J, das dieselbe Kompressibilität besitzt, wie das tatsächlich bei den Versuchen in Schläuchen eingeschlossen gewesene, ausgedrückt worden. Diese Angabe hat eine gewisse Anschaulichkeit.

Die Zusammenstellung der Versuche in Tabelle 7 zeigt eine genügende Übereinstimmung von Theorie und Versuch in anbetracht der Kompliziertheit der Beobachtungen und des weiten Bereiches der Variation der Konstanten.

Aus der Formel für η_g sieht man, dafs η_g immer gröfser ist als η_0, wenigstens so lange J endliche Werte besitzt. Für $J = \infty$ wird $R = 0$ und es ergibt sich η_0 als Spezialfall der allgemeinen

Tabelle 7.

Die Werte von η sind in Einheiten von 10^3 Dynen angegeben.

Nr.	J	η-Theorie	η-Versuch
1	9,05	920	684
	29,5	637	544
	∞	365	374
2	7,19	3450	3995
	19,5	1993	2390
	29,7	1550	1710
	∞	735	704
3	4,76	2940	2392
	19,9	1350	1329
	29,2	1070	1087
	∞	329	352
4	4,73	4970	3520
	19,7	2180	1840
	∞	991	854
5	0	848	—
	0,67	676	749
	4,4	403	406
	19,4	280	303
	28,6	268	269
	∞	222	219
7	0	1174	—
	0,67	905	943
	4,4	485	493
	19,4	294	291
	28,6	270	259
	∞	216	213
8	0	204	—
	0,67	192	190,5
	4,4	150	149,5
	19,5	96	100
	28,6	84,6	87,6
	∞	50,1	56,1
9	1,79	470	460
	5,51	430	432
	20,9	383	339
	29,7	309	303
	∞	177	157
10	1,79	8150	10170
	5,51	4390	4760
	20,9	1780	1926
	29,7	1420	1453
	∞	465	476
11	1,79	232	245
	5,51	222	233
	20,9	189	198
	29,7	177	180
	∞	85,3	76
12	1,79	6890	4760
	5,51	4050	3100
	20,9	1660	1582
	29,7	1310	1169
	∞	365	279,5
13	0	107,5	—
	4,2	107	108
	7,95	107	108
	22,8	105	106.7
	32,8	104	106,7
	∞	58,2	55,4
14	0	689	—
	4,2	680	749
	7,95	665	749
	22,8	620	696
	32,3	598	696
	∞	117	108

Formel für η_g (s. Tab. 7). Wir haben also in η_0 den kleinsten Wert von η, der mit einer bestimmten Kapsel erreicht werden

kann, gleichgiltig wie die Röhrenverbindung und der Abschlufs des Systems beschaffen sind. Wäre $J = 0$ — der Fall ist realisiert, wenn die Kapsel mit inkompressibler Flüssigkeit gefüllt und mit starren Wänden versehen ist — so erreicht η den höchsten Wert, den es durch Verringerung von J erhalten kann. R wird hierbei zu $\frac{1-\delta^2}{(1+\delta^2)\, l\left(\frac{1}{\delta}\right)}$. Also ist auch dieser Fall vom Trommelradius unabhängig. Da dies für alle endlichen Werte von J nicht gilt, so mufs die Art des Absinkens des η vom höchsten zum niedrigsten Werte mit wachsendem V bei verschiedenen Trommelradien verschieden sein. Wir bekommen darüber Aufschlufs, wenn wir die allgemeine, aus S abgeleitete Formel für η (19) betrachten: $\eta_g = \frac{2 S \pi}{l\left(\frac{1}{\delta}\right) \cdot (1 - R)}$, wobei $R = \frac{1-\delta^2}{(1+\delta^2)\, l\left(\frac{1}{\delta}\right)\left[1 + \frac{8 S K}{r^4 \pi (1-\delta^4)}\right]}$. Man sieht, dafs η so lange konstant bleiben wird, als $\frac{K}{r^4}$ konstant ist, so dafs sich die η-vermindernde Wirkung einer Vermehrung der Kompressibilität durch Vergröfserung der Trommel kompensieren läfst. Es sind also auch in dieser Beziehung die gröfseren Kapseln dort vorzuziehen, wo ein möglichst hohes η verlangt wird. Bei kleinen Trommeln sinkt der Wert von η_g mit wachsendem Volumen rasch in die Nähe des Minimalwertes ab, bei grofsen nur langsam (vgl. Tabelle 7, Versuch 6—8 gegen Versuch 13 und 14).

Betrachten wir endlich δ als veränderlich, so erweist obige Formel, dafs sich η_g immer im gleichen Sinne wie δ ändert. Für $\delta = 0$ wird auch hier $\eta = 0$ und wächst bis ∞ für $\delta = 1$. Eine Vergröfserung der Platte hat in diesem Falle einen noch stärkeren Einflufs auf den Wert von η als bei offenem System.

V. Empfindlichkeit der Apparate.

Bei der Verwendung einer mit elastischer Membran bespannten Trommel als Manometer ist die Empfindlichkeit, abgesehen von der Vergröfserung des Ausschlags der Membran durch Hebel oder optische Hilfsmittel, gegeben in dem Verhältnisse dieses Ausschlages zu dem einwirkenden Drucke. Die Röhrenverbindung spielt hierbei natürlich keine Rolle. Diese Beziehungen sind bereits im zweiten Kapitel behandelt.

Ganz anders gestalten sich die Verhältnisse bei der Anwendung einer solchen Trommel zur Volumregistrierung oder zu einer Druckmessung, bei welcher der zu registrierende Druck nicht direkt auf die Schreibtrommel einwirkt, sondern auf eine dazwischen geschaltete elastische Vorrichtung, etwa eine Aufnahmekapsel, und an dieser eine Volumbewegung erzeugt, die nun auf die Registrierkapsel übertragen wird. Dies ist der weitaus häufigste Modus der Anwendung gröfserer Kapseln mit Luftübertragung, der Mareyschen Kapseln. Für die Bestimmung des Ausschlages der Registriermembran im Verhältnis zur Volumverschiebung am Ende des Systems, der Volumenpfindlichkeit des Systems, könnten wir nun die grundlegenden Entwicklungen vornehmen.

Wir haben hierzu das Verhältnis $\frac{f}{V_e}$ zu bestimmen. V_e ist ähnlich wie nach Formel 16 berechnet:

$$V_e = p\left(K + \frac{1}{E}\right) \quad . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \quad (21)$$

Hierin bedeutet K wieder die Kompressibilität des Luftraums, die Dehnbarkeit des Schlauches eingeschlossen.

f ist nach Formel 3a $= \frac{p}{S} \cdot \frac{r^2 (1 - \delta^2)}{4}$; so ergibt sich

$$\beta = \frac{f}{V_e} = \frac{2(1 - \delta^2)}{r^2 \pi (1 - \delta^4) + \frac{8 S K}{r^2}} \quad . \; . \; . \; . \quad (22)$$

Man sieht sofort, dafs der Nenner dieses Ausdruckes für einen bestimmten Wert von r ein Minimum haben mufs. Zur

Bestimmung des Minimums differenziert man deshalb den Nenner nach r und setzt die Ableitung $= 0$.

$$r\,\pi\,(1 - \delta^4) - 8\,S\,K\,r^{-3} = 0;\quad \text{folglich}\quad r = \sqrt[4]{\frac{8\,S\,K}{\pi(1-\delta^4)}} \qquad (23)$$

(Dafs dieser Wert für r wirklich ein Minimum gibt, zeigt die zweite Ableitung: $\pi\,(1 - \delta^2) + \frac{3}{r^4} \cdot \frac{8\,S\,K}{(1-\delta^2)}$. Sie ist für alle reellen Werte von r positiv und verschwindet nicht für $r = \sqrt[4]{\frac{8\,S\,K}{\pi\,(1-\delta^4)}}$.)

Aus Gleichung 23 folgt weiter: $\frac{8\,S}{r^4\,\pi\,(1-\delta^4)} = \frac{1}{K}$ oder $E' = \frac{1}{K}$ (s. Gl. 5). Die Volumenempfindlichkeit des ganzen Systems wird also ein Maximum, wenn der Elastizitätskoeffizient der Membran gleich dem der Luft gemacht wird, die im Apparat vorhanden ist. Die Empfindlichkeit β wird für dieses rationelle E' zu $\frac{1}{r^2\pi(1+\delta^2)} = \frac{1}{2}\,\frac{f}{V}$ (s. Gl. 3 u. 4), d. i. gleich dem reziproken Wert der Summe der Plattenfläche und der Membranfläche oder dem halben Wert der Volumempfindlichkeit der Membran selbst.

Das geringste Luftvolumen, das in dem System enthalten sein kann, ist durch die Rücksicht auf die Schwingungszahl, sowie die zur bequemen Handhabung notwendige Schlauchlänge meist begrenzt; dann ist der rationelle Radius, den man der Kapsel geben mufs, um die maximale Empfindlichkeit zu erreichen, nur noch von der Spannung der Membran bzw. von der Membranstärke abhängig. Dasselbe gilt für die Empfindlichkeit.

Für die Frage der praktischen Anwendbarkeit dieser Berechnung mufs zuerst festgestellt werden, in welcher Weise die Volumenänderung am Ende der Röhre entsteht. Der Kraft, die diese Volumenänderung verursacht, wirkt die im Registrierapparat hervorgobrachte Änderung des hydrostatischen Druckes entgegen. Ist nun die erstere Kraft sehr grofs im Verhältnis zur letzteren, so kann deren Rückwirkung auf die zu registrierende Volumenänderung vernachlässigt, ΔV_e am Ende der Röhre als

unabhängig von den Elastizitätskonstanten des Systems aufgefafst werden. Dann gelten die soeben entwickelten einfachen Beziehungen für die Empfindlichkeit. Dies ist z. B. der Fall bei Registrierung des Herzspitzenstofses durch eine Mareysche Kapsel, die man mit der Brustwand durch einen Trichter und Schlauch verbunden hat. Bei der Registrierung von Bewegungen, die mit sehr geringer Kraft erfolgen, ist jedoch die erwähnte Rückwirkung für die Konstruktion möglichst empfindlicher Apparate sehr wohl in Rechnung zu ziehen. So kann dies z. B. der Fall sein bei der Aufzeichnung eines Pulses durch Hebelapparate, die, wie wir gesehen haben, mit gröfseren Registrierkapseln versehen sein müssen. Geschieht nun die Aufnahme durch eine zweite Kapsel, so wirkt hier die zu registrierende Kraft nur auf die kleine Fläche der Pelotte, der Gegendruck durch die elastischen Kräfte des Registrierapparates aber auf die weit gröfsere Fläche der Platte. Bei Verwendung von optischen Methoden zur Vergröfserung der Membranexkursionen erreicht man wohl immer auch mit kleineren Kapseln leicht den nötigen Grad der Empfindlichkeit, dafs man mit den einfacheren Formulierungen vollständig ausreicht. Die Berechnung spezieller Fälle soll an anderer Stelle gezeigt werden.

VI. Praktische Ermittlung der Konstanten und Abstimmung der Apparate.

Durch die vorliegenden Entwicklungen ist für alle Apparate, bei denen Membranen zur Registrierung von Druck- oder Volumenschwankungen verwendet werden, die Möglichkeit gegeben, nach Ermittlung einer einzigen der Konstanten ε, γ, β, E' und η nebst den Dimensionen des Systems alle übrigen abzuleiten. Von welcher Beziehung man hierbei ausgeht, ist theoretisch gleichgültig. Für die praktische Bestimmung wird jedoch hierfür meist nur γ in Betracht kommen, da diese Gröfse durch die einfachste und genaueste Methode zu ermitteln ist. Es wurde bereits erwähnt, dafs die Volumeneichung gelegentlich zur Ermittlung anderer Beziehungen, etwa der Elastizität der Röhrenverbindung, angewendet werden kann. Dadurch sind wir also

in der Lage, die Leistungsfähigkeit der Apparate jederzeit auf bequeme Weise festzustellen.

Kennen wir ferner die Anforderungen, die an den Registrierapparat für eine bestimmte Registrierung gestellt werden, so sind wir imstande, innerhalb der Grenzen der praktischen Ausführbarkeit genau auf die geforderte Schwingungszahl und Empfindlichkeit abgestimmte Apparate auf rechnerischem Wege zu konstruieren.

Einen tabellarischen Überblick über die möglichen Kombinationen können wir uns verschaffen, wenn wir eine bestimmte Spannung S, etwa die Normalspannung $= 10^4$ pro 0,1 mm, sowie einen bestimmten Wert für das Radienverhältnis zugrunde legen. Dann erhalten wir, wie bereits ausgeführt, γ und E' als Funktionen von r, für η_0 überhaupt nur einen konstanten Wert. Ist das System abgeschlossen, so wissen wir jedenfalls, daſs η_g gröſser ist als η_0. Diese Berechnungen sind in Tabelle 9 niedergelegt. δ ist hierbei 0,67 angenommen (Motivierung dieses Wertes S. 519).

Der Tabelle sind noch zwei Kolonnen angefügt, aus denen sich die Gröſse des rationellen Radius für eine Kombination mit maximaler Volumenempfindlichkeit entnehmen läſst, s. Kap. V. Für die Abhängigkeit des Radius von S und δ gelten hierbei dieselben Grundsätze wie für die übrigen Kolonnen. Man erhält dann r, indem man das Volumen der Trommel und des Schlauches mit der Dicke der Membran in 0,1 mm (n) multipliziert, dieses Produkt in der Kolonne $n \cdot J$ aufsucht, der in der ersten Kolonne stehende Durchmesser ist dann der rationelle. Dem entspricht die Volumenempfindlichkeit in der letzten Kolonne.

In Tabelle 10 endlich sind die Werte für die Volumenempfindlichkeit im allgemeinen angegeben, nach der Formel

$$\frac{dV_a}{dV_e} = \frac{1}{1 + E' \cdot \frac{J}{b}}.$$

Hilfstabellen.

Tabelle 8.

δ	$l\left(\frac{1}{\delta}\right)$	$\log l\left(\frac{1}{\delta}\right)$	$1-\delta^2$	$1+\delta^2$	$1-\delta^4$	$\frac{l\left(\frac{1}{\delta}\right)}{1-\delta^4}$
0	∞	∞	1	1	1	∞
0,20	1,6100	0,2067	0,960	1,040	0,9980	6,44
0,50	0,6931	9,8408	0,750	1,250	0,9375	2,96
0,60	0,5106	9,7081	0,640	1,360	0,8704	2,35
0,65	0,4307	9,6342	0,577	1,423	0,8215	—
0,67	0,4003	9,6024	0,551	1,449	0,7984	ca.2,0
0,70	0,3567	9,5522	0,510	1,490	0,7589	1,88
0,75	0,2876	9,4587	0,437	1,563	0,6837	—
0,80	0,2231	9,3485	0,360	1,640	0,5904	1,51
0,85	1,1626	9,2110	0,277	1,723	0,4780	—
1	0	— ∞	0	2	0	1,0

Tabelle 9.

Durchmesser der Trommel	$\frac{1}{\gamma}$ in 10^3	E' in 10^3	η_0 in 10^3	$n \cdot J$	$\frac{1}{\beta}$
$d = 0,3$	3225	63150	156,4	0,016	0,102
0,4	1816	19960	»	0,050	0,182
0,5	1160	8170	»	0,122	0,284
0,6	807	3940	»	0,254	0,410
0,7	593	2130	»	0,47	0,557
0,8	453	1246	»	0,80	0,728
0,9	358	779	»	1,29	0,921
1,0	290	511	»	1,96	1,14
1,5	129	101	»	9,90	2,56
2,0	72,6	31,90	»	31,40	4,55
2,5	46,4	13,10	»	77	7,11
3,0	32,3	6,32	»	159	10,23
4,0	18,1	2,0	»	503	18,20
5,0	11,6	0,82	»	1220	28,40

S für 0,1 mm Membrandicke $= 10^4$. Die Werte von $\frac{1}{\gamma}$, E' und η sind für eine andere Membrandicke von $\frac{n}{10}$ mm mit n zu multiplizieren. $\delta = 0,67$ angenommen. $\frac{1}{\gamma}$ ist der Druck, der einen Ausschlag der Membranmitte von

1 cm erzeugt, ähnlich $\frac{1}{\beta}$ das Volumen, das bei Konstruktion des Apparates für maximale Volumenempfindlichkeit eine Exkursion der Membranmitte von 1 cm hervorbringt.

Tabelle 10.

$b = 10^6$ (ca. 750 mm Hg = Barometerdruck).

E' in 10^3	Gesamtvolumen $V =$	5	10	15	20	25	30	50
1	$\frac{d\,V_a}{d\,V_e} =$	0,995	0,990	0,986	0,981	0,976	0,972	0,953
10		0,95	0,91	0,87	0,83	0,80	0,77	0,67
20		0,91	0,83	0,77	0,71	0,67	0,63	0,50
30		0,87	0,77	0,69	0,63	0,57	0,56	0,40
40		0,83	0,71	0,63	0,56	0,50	0,48	0,33
50		0,80	0,67	0,57	0,50	0,44	0,42	0,29
100		0,67	0,50	0,40	0,33	0,29	0,25	0,167

Zusammenstellung der Formeln.

I. Aus S abgeleitet:

a) Wirkung eines hydrostatischen Druckes.

1. $y = \frac{p\,(r^2 - x^2)}{4\,S}.$

2. $f = \frac{p\,r^2\,(1 - \delta^2)}{4\,S}.$

3. $\gamma = \frac{f}{p} = \frac{r^2\,(1 - \delta^2)}{4\,S}.$

4. $E' = \frac{8\,S}{r^4\,(1 - \delta^4)\,\pi}.$

b) Wirkung einer zentrisch an der Membran oder Platte angreifenden Kraft.

5. $y = \frac{P}{2 S \pi} l \left(\frac{r}{x}\right).$

6. $f = \frac{P}{2 S \pi} l \left(\frac{1}{\delta}\right).$

7. $\eta_0 = \frac{2 \pi S}{l \left(\frac{1}{\delta}\right)}.$

8. $$\eta_g = \frac{2 \pi S}{l \left(\frac{1}{\delta}\right) - \frac{(1 - \delta^2)^2 r^4 \pi}{(1 - \delta^4) r^4 \pi + 8 S K}}$$

$$= \frac{\eta_0}{1 - \frac{(1 - \delta^2)^2}{l \left(\frac{1}{\delta}\right) \left(1 - \delta^4 + \frac{8 S K}{r^4 \pi}\right)}}.$$

(K ist die Kompressibilität der Röhrenverbindungen in dem S. 500 definierten Sinn.)

II. Aus γ abgeleitet:

9. $S = \frac{r^2 (1 - \delta^2)}{4 \gamma}.$

10. $E = \frac{2}{\gamma r^2 (1 + \delta^2) \pi}.$

11. $\eta_0 = \frac{r^2 \pi (1 - \delta^2)}{2 \gamma l \left(\frac{1}{\delta}\right)}.$

12. $$\eta_g = \frac{\eta_0}{1 - \frac{1 - \delta^2}{l \left(\frac{1}{\delta}\right) \left(1 + \delta^2 + \frac{2 K}{r^2 \pi \gamma}\right)}}.$$

Zur Ausscheidung der endogenen Harnsäure bei Pankreaserkrankung.

Von

F. Rosenberger.

(Aus der medizinischen Klinik der Universität Würzburg.)

Eine ziemlich allgemein verbreitete Ansicht lehrt, dafs beim Diabetes melitus die Ausscheidung der Harnsäure vermehrt sei und die häufig beobachtete Tatsache, dafs bei Zuckerkranken oder deren Blutsverwandten harnsaure Diathese vorkommt, liefs an intime Wechselbeziehungen zwischen beiden Stoffwechselerkrankungen denken. Naunyn (1) gibt jedoch in seinem Lehrbuch der Vermutung Raum, dafs die hohen Harnsäurewerte ein Kunstprodukt seien, entstanden aus der überreichen Zufuhr uratproduzierender Nahrung bei den auf Fleischdiät gesetzten Kranken. Der schwerste Einwand, der gegen die Verallgemeinerung des Satzes von der vermehrten Harnsäure der Zuckerkranken erhoben werden kann, ist aber der, dafs unzweifelhaft das, was man als Diabetes melitus bezeichnet, erforscht und abgrenzt, immer vom Kriterium der Zuckerausscheidung im Urin aus urteilend, alles andere eher als ein einheitlicher Symptomenkomplex, geschweige denn eine einheitliche Krankheit ist.

Wenn man die Tabellen früherer Diabetesforscher, die die Harnsäure berücksichtigen, nachsieht, möchte man lieber glauben, dafs der von der Nahrung unabhängige Teil der ausgeschiedenen

Urate und auf diesen dürfte es doch wohl in erster Linie ankommen, eher zu nieder als zu hoch ist, als Beispiel führe ich den Diabetiker Lüthjes(2) an.

Patient schied bei mäfsigen Zuckermengen sehr viel Wasser aus. Seine Kost war derart, dafs sie auch beim Gesunden vermehrte Uratausscheidung zur Folge gehabt hätte, wie dies ja auch bei dem Kranken eintrat. Am 11. März bekam er als Kost 780,0 natives Eiweifs, d. h. keine exogenen Purinbildner. An diesem Tag betrug die Harnsäuremenge im Urin nur 0,54; der Wert war wesentlich niederer als an den Vortagen, aber wohl noch wesentlich höher als der endogene des Patienten, da angenommen werden darf, dafs noch Urate aus der Nahrung der Vortage ausgeschieden wurden.

Die Diabetiker Mandels und Lusks(3) hatten eine Durchschnittsharnmenge von etwa 2500 ccm, eine Zuckermenge von 130 g pro Tag im Mittel. Die Harnsäurewerte sind unabhängig von der Wasser-, Stickstoff- und Zuckerausscheidung, ihr Durchschnittswert ist 0,44 (wenn man den 4. März wegen der Hefedarreichung aufser Rechnung läfst). Der niederste Wert 0,227 wurde während einer an Purinen nicht sehr reichen Kostperiode bestimmt, bei der gleichen Nahrung aber auch der Wert 0,412. Darreichung nukleinreicher Stoffe (Hefe) war von sofortigem Anstieg des Harnsäurewertes auf 0,887 begleitet.

Es läfst sich aus diesen beiden Tabellen ersehen, dafs die Harnsäureausscheidung von Diabetikern mit mäfsiger Wasser- und Zuckerausscheidung bei einem Regime, das beim Gesunden keine Steigerung zu Folge hat, normal mit Neigung zu niederen Werten ist, dafs Einfuhr von Uratbildnern prompte Vermehrung der Ausfuhr mit sich bringt.

Die scharfe Trennung, die Burian und Schur(4) zwischen den exogenen und endogenen Uraten so schön vollzogen, liefs den Stoffwechsel derselben von völlig neuen Gesichtspunkten aus betrachten und nichts konnte verführerischer sein, als den von ihnen vorgeschlagenen Weg zur Erforschung derselben zu betreten, um ihn auf klinischem Gebiet auszubauen.

Bloch(5) gibt in seiner Arbeit die Harnsäuretabellen von drei Diabetikern. Dieselben schieden mittlere Zuckermengen aus, zwei von ihnen mit gleichzeitig hoher Wasserausfuhr, die III. Kranke hatte zwar reichlich Zucker im Urin, doch hielt sich ihre Harnmenge stets innerhalb der Grenzen des Normalen, so lange die Patientin Fleisch zur Kost bekam, bei der purinarmen Kost verringerte sie sich aber, und hier mufs festgestellt werden, dafs sie sogar hinter der aus der Tabelle zu entnehmenden Flüssigkeitszufuhr zurückblieb; so war die Harnmenge am 6. Versuchstag der II. Untersuchungsperiode dieser Kranken 980 ccm, obwohl sie nach der Tabelle 1000 ccm Flüssigkeit allein in Gestalt von Milch aufnahm, am gleichen Tag war auch die Harnsäuremenge im Urin die geringste der ganzen Zeit! Durchfälle, Schweifsausbrüche sind nicht verzeichnet. Die beiden ersten Diabetiker Blochs hatten keine hohen Werte für die Harnsäure aber unverhältnismäfsig gröfsere als die dritte Kranke bei gleicher Kost. Die Harnmenge der beiden ersten war vermehrt, die der dritten verringert. Es erscheint mir wichtig, auf diesen Gegensatz schon hier die Aufmerksamkeit zu lenken und zugleich darauf hinzuweisen, dafs die Zuckermenge der dritten Patientin, nach den Angaben zu schliefsen, keine grofse Abhängigkeit von der Ernährung der Kranken hatte.

Bloch schliefst aus seinen Ergebnissen, dafs eine Alteration im Purinstoffwechsel beim Diabetes vorliegt; er erwartet, dafs weitere Untersuchungen uns darüber aufklären, ob sich eine solche häufiger bei dieser Krankheit oder, wie er in richtiger Erkenntnis zufügt, bei gewissen Formen derselben findet.

Aus seinen Versuchen möchte ich folgern, dafs beim oligurischen Diabetes melitus, als welchen ich den bezeichnen möchte, bei dem die geringe Harnmenge unter Umständen sogar hinter der Flüssigkeitszufuhr zurückbleibt, die Ausscheidung der exogenen Purinbasen eine rasche ist, während ausnehmend geringe Mengen im Urin erscheinen, wenn purinarme Nahrung gegeben wird.

Der Fall, an dem ich die folgenden Untersuchungen in der medizinischen Klinik zu Würzburg anstellte, befindet sich noch

in meiner Beobachtung. Die ausführliche Krankengeschichte erscheint im Deutschen Archiv für klinische Medizin, die Charakterisierung einer im Urin der Kranken gefundenen Heptose in der Zeitschrift für physiologische Chemie. (9) Hier genügen folgende Angaben:

Die Kranke war eine 50 jährige Frau ohne sonderlich wichtige Vorgeschichte, die wegen zweier Furunkel acht Wochen vor Beginn der Untersuchung behandelt und dabei als glykosurisch erkannt worden war. Sie fieberte bei Beginn der Beobachtung schon lange nicht mehr und war bei ständiger Bewachung recht verlässig und willig. Die Diagnose »Pankreaserkrankung« wurde auf folgende Symptome hin gestellt: Oligurie, Kohlehydratausscheidung im Urin, unabhängig von der Ernährung, Maltosurie (nur durch den Schmelzpunkt des Osazons ermittelt), Fettstühle mit gelegentlich reichlichen Muskelfasern, der Anwesenheit von Acetessigsäure im Urin, einer eigentümlichen Braunfärbung der Haut ohne Gelbfärbung der Sklerae, häufigen heftigen Schmerzanfällen im Epigastrium.

So unzweifelhaft wertlos jedes dieser Symptome allein auch sein mag, so wird doch dort, wo sie gemeinsam auftreten und eine anderweitige Erklärung der einzelnen (z. B. der Oligurie durch Herz- oder Nierenleiden, Schweifse, Durchfälle oder vermehrte Atmung und Speichelung) unmöglich ist, die Diagnose auf eine Erkrankung des Pankreas gestellt werden dürfen. Über die Art der Erkrankung der Bauchspeicheldrüse im gegebenen Fall kann ich mich auch heute noch nicht äufsern.

Das Krankheitsbild schien mir von Bedeutung zu sein, weshalb ich es in den Bereich meiner damaligen Arbeiten, die sich eine Anwendung der Burian und Schurschen Gesichtspunkte und Methoden zwecks Nachprüfung und Verwertung am Krankenbett zur Aufgabe gestellt hatten, einbezog. Nachdem ich diese Versuche aus äufseren Gründen unterbrach, stehe ich nicht an, die erhaltenen Werte zu veröffentlichen, da sie mir ein recht eindeutiges Resultat zu ergeben scheinen und der Fall durch seine sonstigen Eigentümlichkeiten, vor allem durch den Nachweis der Heptosurie, allgemeineres Interesse beanspruchen kann.

Die Untersuchungsmethoden waren: Für den Stickstoff das Verfahren von Kjeldahl, für die Harnsäure das von Wörner mit Berücksichtigung des Einwands Lewandowskis, für die Xanthinbasen das von Huppert.

Wie aus der Tabelle (S. 534—537) hervorgeht, sind die Harnmengen der Kranken im allgemeinen an sich, wie im Verhältnis zur Wasseraufnahme ungemein nieder.

Die Harnsäureausscheidung wird durch die Aufnahme nukleinhaltiger Stoffe bedeutend und rasch vermehrt. Sehr interessant ist das Ergebnis der Thymusdarreichung, wenn man die Gesamtstickstoff- und die Harnsäuremengen an dem betreffenden wie an den folgenden Tagen unter sich vergleicht.

100,0 feucht gewogene Thymus enthalten nach meinen Bestimmungen gewöhnlich etwa 3,8 g N. Die Stickstoffausfuhr der Ro— am Tag der Thymusdarreichung ist offenbar nicht vermehrt, steigt aber an den beiden folgenden Tagen um Beträge, die, im Vergleich zu den Vortagen zusammengenommen, um so viel als dem Gesamtstickstoff von 100,0 Thymus annähernd entspricht, gröfser sind als die Zahlen an den Vortagen. Der von dem Thymus N übrige Teil scheint nur am Tage der Zufuhr gleich ausgeschieden worden zu sein. Ich würde auf diese Verhältnisse bei der Kompliziertheit des Falles nicht eingehen, wenn ich(6) nicht in einem anderen ein ähnliches Verhalten des Stickstoffs beobachtet hätte, leider ging mir aber damals die Harnsäurebestimmung verloren. Es scheint aber, als ob die in der Thymus enthaltenen Harnsäure bildenden Substanzen aufserordentlich harnfähig für manche Organismen seien, weit harnfähiger als die übrigen stickstoffhaltigen Verbindungen dieses Organes, da sie rascher ausgeschieden werden. Bemerkenswert erscheint mir noch, dafs eine diuretische Wirkung der Thymus in diesem Falle ausblieb.

Was mir bei der Ro— besonders wichtig scheint, ist aber der Umstand, dafs bei ihr Perioden beobachtet wurden, in denen die Harnsäurewerte geradezu beispiellos nieder waren. Es war dies zu der Zeit, als die Patientin eine nach Burian und Schur

(Fortsetzung des Textes auf S. 538.)

Tabelle.

Versuch-Nr.	Datum	Harnmenge	Gesamtstickstoff	Harnsäure	Xanthinbasen	Reduktion	Stuhl	Nahrung	Therapie	Bemerkungen
1	24./25 X.	1150	11,5	0,15	0,016	—	—	Strengste Diabetesdiät. Fleisch, Eier, Käse.	—	—
2	25./26.	1250	20,0	0,77	0,02	—	—	Desgleichen	—	—
3	26./27.	1280	20,5	0,52	0,002	—	Hellbraun diarrhöisch	Desgleichen	3 Kaffeelöffel Natrium bicarbonic.	Acetonreaktion positiv. Eisenchloridreaktion positiv.
4	27./28.	1100	15,4	0,7	0,004	—	—	Desgleichen	Desgl.	Leibschmerzen. Acetonreaktion, Eisenchloridreakt. positiv. Polarisat. — 0,5 %.
5	28./29.	1250	15,0	0,72	0,001	—	Weich braungelb	Desgleichen	Desgl.	Aceton + Eisenchlorid + Leibschmerzen.
6	30./31.	620	8,1	0,56	—	—	Desgleichen	8 × 250 ccm Milch, 5 Eier, 100,0 Butter + 90,0 Sacchar. lactis	Desgl.	Wie gestern.
7	31. X / 1. XI	740	9,62	—	0,01	—	—	Desgleichen	Cessat Natrium bicarbonicum	Eisenchloridreakt. negativ.
8	2./3.	640	8,96	0,34	0,0086	+	—	2000 ccm Milch, 6 Eier, 100,0 Butter + 110 Milchzucker	—	Schwache Linksdrehung des Urins im Polarimeter. Keine Gärung.

Versuch-Nr.	Datum	Harnmenge	Gesamtstickstoff	Harnsäure	Xanthinbasen	Reduktion	Stuhl	Nahrung	Therapie	Bemerkungen
9	3./4. XI.	775	5,4	0,4	0,0018	+	Starker Fettsäuregeruch, Farbe gelb, mäfsig flüssig	1500 Milch, 4 Eier, 100,0 Magerschinken, 100 Butter, 90 Milchzucker, 20,0 Lävulose	—	—
10	4./5.	740	8,14	0,53	0,005	+	—	1500 Milch, 4 Eier, 100 Wurst, 100 Butter, 40,0 Lävulose, 50 Milchzuck.	—	Butter bleibt von jetzt an gleich, Milch desgl. bis 16./17.
11	5./6.	640	8,2	0,29	0,0035	±	—	2 Bratwürste, 4 Eier, 60 Lävulose, 20 Milchzucker	—	Heute zum ersten mal keine Leibschmerzen.
12	6./7.	800	10,72	0,66	0,0012	—	Gelb, sonst wie 3./4. XI.	1 Taube, 4 Eier, 70,0 Lävulose	—	—
13	7./8.	970	10,64	0,39	0,0072	—	—	100 Lyoner Wurst, 4 Eier, 100,0 Lävulose	—	—
14	8./9.	1760	12,8	0,57	0,01	—	—	6 Eier, 80 Lävulose, 10 Dextrose	—	—
15	9./10.	740	6,4	0,086	—	—	Breiig, riecht nicht mehr nach Fettsäure	6 Eier, 60 Lävulose, 20 Dextrose	—	—
16	10./11.	535	6,9	0,1	—	—	—	Wie gestern, aber 40 Lävulose, 30 Dextrose.	—	—
17	11./12.	1020	10,2	0,2	—	+	-	Desgleichen, aber 20 Lävulose, 40 Dextrose.	—	—

Tabelle.

Versuch-Nr.	Datum	Harnmenge	Gesamtstickstoff	Harnsäure	Xanthinbasen	Reduktion	Stuhl	Nahrung	Therapie	Bemerkungen
18	12./13. XI.	740	7,4	0,088	0,0065	—	Geformt, weifs, mit $HgCl_2$ fast keine Rotfärbung.	Desgleichen + 2 Eier, aber 10 Lävulose, 50 Dextrose.	—	—
19	13./14.	840	10,9	0,32	0,0014	—	—	Desgleichen + 10,0 Weifsbrot, aber 50 Dextrose.	—	—
20	14./15.	730	9,5	0,08	0,0013	—	Wie 12./13. XI.	Desgleichen + 20,0 Weifsbrot (= 30,0). Zulage wie gestern.	—	—
21	15./16.	1025	11,8	0,1	0,0034	—	—	Desgleichen + 20 Weifsbrot (= 8 × 5,0). Zulage wie gestern.	—	30' aufser Bett.
22	16./17.	700	7,7	—	0,001	—	—	Desgleichen — 250 Milch + 20 Weifsbrot. Zulage 12,0 Sacch. lactis, sonst gleich	—	45' aufser Bett.
23	17./18.	630	7,86	0,1	0,0056	—	Wie 12./13. mikroskop. kein Fett.	Desgleichen + 40,0 Brot (3 × 10,0 + 3 × 20,0). Zulage gleich	Sal. Carolini 1 Kaffeelöffel	1 Std. 15' aufs. Bett.
24	18./19.	850	12,75	0,07	0,0074	—	—	Desgleichen — 250 Milch + 20 Brot, Zulage gleich + 12,0 Sacchari lactis.	—	1 Std. 45' aufs. Bett.

Versuch-Nr.	Datum	Harnmenge	Gesamtstickstoff	Harnsäure	Xanthinbasen	Reduktion	Stuhl	Nahrung	Therapie	Bemerkungen
25	19./20.	740	11,0	0,4	0,0057	—	Wie 12./13.	Desgleichen — 250 Milch + 40,0 Brot, Zulage gleich + 12,0 Sacchari lactis	—	2 Std. 30′ aufs. Bett.
26	20./21.	655	9,17	0,3	0,001	—	—	Desgleichen — 250 Milch + 50,0 Brot, Zulage gleich + 12,0 Sacchari lactis	—	3 Std. 30′ aufs. Bett.
27	21./22.	750	7,5	0,22	0,002	+	Wie 12./13. (spärl.)	Desgleichen — 250 Milch + 350,0 Kartoffeln, Zulage gleich + 12,0 Sacchari lactis	—	5 Std. aufser Bett, Urin gärt wie 0,3 proz. Dextrose.
28	22./23.	780	7,8	0,62	0,002	+	Desgleichen	Desgleichen — 4 Eier + 50,0 Thymus mittags + 50,0 Thymus abends, sonst gleich.	—	5 Std. aufser Bett.
29	23./24.	770	10,0	0,34	0,008	+	—	Wie 21./22.	—	5 Std. aufser Bett, Gärung 0,9 %, Seliwanoff negativ.
30	24./25.	680	9,7	0,30	—	—	2 × desgl. etwas gallenreicher, sehr spärlich.	Wie 21./22.	—	5 Std. aufser Bett.
31	25./26.	770	7,7	0,30	—	—	Fest gelb, mikroskopisch Bakterien, Detritus.	Wie 21./22.	—	5 Std. aufser Bett.

so gut wie purinfreie Kost bekam. Die Werte sind so, dafs man sich fragen möchte, ob nicht bei dem guten Ausscheidungsvermögen der Kranken für exogene Purine auch diese Harnsäure minimen Purinmengen in der Nahrung ihre Entstehung verdanke und die Kranke zu dieser Zeit überhaupt keine endogene Harnsäure wenn nicht überhaupt nicht bildete, so doch wenigstens nicht ausschied.

Die Ro— lag im Bett bis zum 15. November und nach Sivén(7) scheint bei Bettruhe die Ausscheidung der Harnsäure verringert zu sein, aber auch nach fast zweistündigem Aufstehen am 18. XI. war die U-Ausscheidung aufserordentlich gering.

Ohne andere ersichtliche Ursache stieg sie dann zu normalen Werten, es kann also hier das Aufstehen die Schuld daran tragen. Eine diuretische Wirkung übte sie ebensowenig als die gleichzeitig auftretenden Kohlehydrate.

Wie beim Gesunden war der Prozentgehalt des Harnsäurestickstoffs zur Zeit der reinen Fleischnahrung gegen den Gesamtstickstoff sehr gering.

Bei den innigen Beziehungen, die die Schädigung des Pankreas auf den Zuckerhaushalt des Körpers haben kann, glaube ich der Tatsache, dafs hier bei einer Patientin mit Pankreaserkrankung Perioden so äufserst verringerten endogenen Harnsäuremengen im Urin beobachtet wurden, eine besondere Bedeutung beilegen zu dürfen, wenn ich den oben besprochenen dritten Diabetesfall Blochs zum Vergleich beiziehe.

Es liegt mir fern, das Krankheitsbild, das meine Kranke zur Zeit der Bestimmungen bot, »Diabetes« nennen zu wollen, immerhin hatten beide Kranken Kohlehydratausscheidung im Urin, deren Menge offenbar durch die Kost nicht sehr resp. gar nicht beeinflufst wurde, beide hatten verminderte Wasserausscheidung, beide schieden die exogene Harnsäure rasch aus, hatten aber sehr geringe endogene Purinwerte.

Auch die von mir bestimmte Basenmenge, auf die ich bei den Mängeln der Methode nicht näher eingehe, war, wie ich nebenbei erwähne, bei meinem Fall klein, wie bei Bloch.

In den letzten Monaten der Beobachtung (April-Sept. 1906) wurde die Zuckerausscheidung, die früher nur periodenweise auftrat, mehr und mehr ständig, was eine weitere Analogie mit dem Fall des genannten Autors ergibt, die Art des ausgeschiedenen Zuckers war allerdings oft verschieden, bald Heptose bald Hexose, bald ein Gemisch beider.

Diese Befunde regen zur Nachprüfung durch den Gegensatz an, indem sie zum polyurischen Diabetes melitus, der zwar keine erhöhten, wohl aber auch keine so exzessiv niederen Purinwerte aufzuweisen scheint, stehen. Es ist möglich, dafs die Untersuchung der endogenen Purinausscheidung ein neues Diagnostikum zur Abgrenzung gewisser Diabetesformen pankreatischen Ursprungs liefert, das dann zur Unterscheidung des streng oligurischen Pankreasdiabetes melitus von (nervösen?) dem Diabetes insipidus nahestehenden polyurischen Diabetes melitus (und den anderen Diabetesarten, wenn sie existieren,) dienen könnte und dadurch auch dem Experiment der Auswaschungsglykosurie Bock und Hofmanns(8) zu Ehren helfen würde.

Ganz abgesehen davon ist aber eine Verfolgung der Erscheinung schon deshalb wünschenswert, weil auf diesem Weg einige Klarheit über die Herkunft der endogenen Harnsäure und ihr Verhalten im Organismus erhalten werden kann. Die beiden in Frage stehenden Kranken (die Blochs und meine) scheiden exogene Purine prompt aus, ihre endogenen Werte sind nieder. Da bei solchen Kranken der Nukleinzerfall gewifs mindestens ebenso stark vor sich geht als beim Gesunden, mufs man entweder denken, dafs er sich anders vollzieht als bei diesem und nicht zur Bildung von Harnsäure führt, oder dafs auch der Gesunde keine Harnsäure beim Nukleinzerfall bildet, dieselbe also in ihrem endogenen Anteil synthetisch entsteht und der Pankreaskranke sie so nicht zu bilden vermag, wenn man glaubt, dafs die Pankreaskranken auch die endogenen Purine rasch ausscheiden, wie sie es mit den exogenen tun.

Nimmt man aber an, dafs speziell die Elimination der endogenen Purine bei Pankreasaffektionen gestört ist, was ich für

gezwungen halte, so kann man auf die schon erwähnten Beziehungen des Diabetes melitus zur Gicht sich berufen.

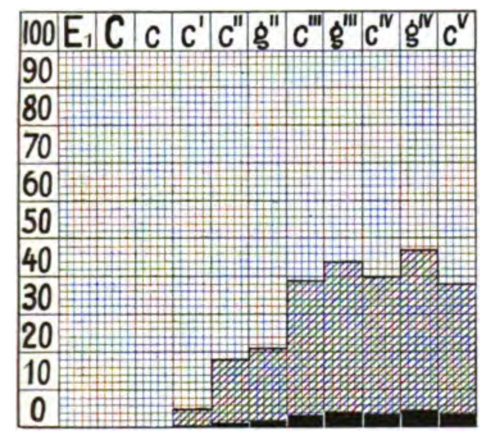
So ganz praktisch unwichtig scheint mir der erhobene Befund deshalb nicht zu sein, weil die Fälle, wie meiner, bei fehlendem oder nur geringem Zuckergehalt des Urins eine grofse Neigung zur Acidosis zu haben scheinen. In meinem Fall bestand vier Wochen vor Beginn der Versuche ein leicht komatöser Zustand. Die Prognose ist also für diese oligurischen Fälle mit verminderter Purinausscheidung nicht sehr günstig, Vorsicht in der Diät geboten und schon dadurch ermöglicht, dafs die Zuckerausfuhr in hohem Grad von der Zufuhr unabhängig ist.

Literatur.

1. Naunyn, Der Diabetes melitus. Wien 1898. Alfred Hölder. S. 174.
2. Sitzungsberichte der Gesellschaft zur Beförderung der gesamten Naturwissenschaften zu Marburg. April 1899. Nr. 4, S. 79.
3. Deutsches Archiv für klinische Medizin. Bd. 81, Heft 5 u. 6. 1904. S. 472.
4. Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie. Bd. 80, Heft 6 u. 7. 87. Bd. 94. Bd.
5. Deutsches Archiv für klinische Medizin. 83. Bd. 1905. Heft 5 u. 6. S. 499.
6. Zentralblatt für innere Medizin. 1906. 27. Bd., Nr. 11.
7. Skandinavisches Archiv für Physiologie. Bd. 11. 1900. S. 123.
8. Reichert und Dubois Archiv. 1871. S. 550.
9. Zeitschrift für physiologische Chemie. Bd. 49, Heft 2 u. 3. S. 202.

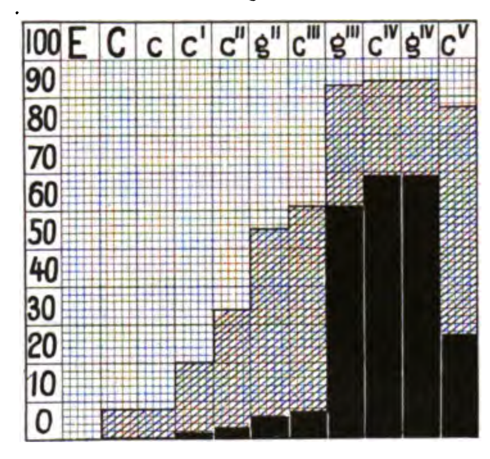
Nachtrag bei der Korrektur: In einer sehr bemerkenswerten Arbeit hat neuerdings Pollak (Deutsches Archiv für klinische Medizin 1906. 88. Bd. I.—III. Heft. S. 224) auf die Verminderung der endogenen Purine bei Alkoholikern hingewiesen. Auf nachträgliches Befragen gab die Ro- an so gut wie nie Alkohol zu nehmen (alle vier Wochen einen Schoppen Wein).

Fig. 1.



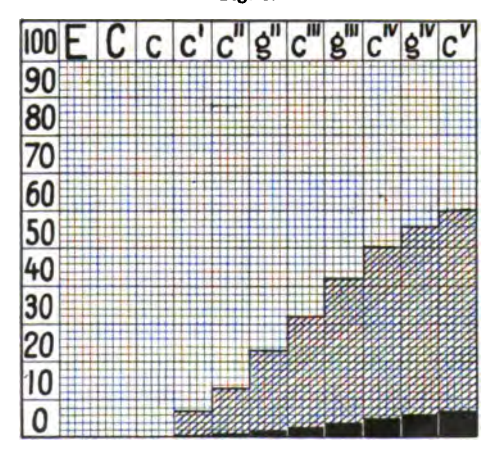
Hörrelief von Xaver H. den 3. I. 06 (rechts).

Fig. 2.



Hörrelief von Xaver H. den 23. VI. 06 (rechts).

Fig. 3.



Durchschnitt des scheinbaren Hörreliefs von 6 tauben Gehörorganen bei normalem Gehör auf der anderen Seite (nach Wanner).

Druck und Verlag von R. Oldenbourg in München u. Berlin.